Министерство сельского хозяйства Российской Федерации

**Федеральное государственное бюджетное образовательное учреждение высшего образования
«Саратовский государственный аграрный университет
имени Н. И. Вавилова»**

ФИЗИОЛОГИЯ И ЭТОЛОГИЯ ЖИВОТНЫХ

краткий курс лекций

для студентов 2 курса

Специальность
36.05.01 Ветеринария

Саратов 2016

УДК 619:612 (075.8)
ББК 45.2я73
В19

Рецензенты:
Заведующий участковый ветеринарной лечебницы №2 ОГУ СББЖ г. Саратов, к.в.н.
Бабушкин В.А.

Доцент кафедры «Микробиология, биотехнология и химия», кандидат ветеринарных наук, доцент ФГОУ ВО Саратовский ГАУ
П.В. Смутнев

Физиология: краткий курс лекций для студентов 2 курса специальности направление подготовки 36.06.01 «Ветеринария» / Сост.: Н.А. Пудовкин ФГБОУ ВО «Саратовский ГАУ». – Саратов, 2015. – 85с.

Краткий курс лекций по дисциплине «Физиология и этологии животных» составлен в соответствие с рабочей программой дисциплины и предназначен для студентов 36.05.01 «Ветеринария». Краткий курс лекций содержит теоретический материал по основным вопросам физиологии животных, дает основы функционирования и жизнедеятельности организма животных, его взаимодействия с окружающей средой.

Знания по физиологии необходимы для понимания фундаментальных основ биологии и особенностей функционирования организма домашних и сельскохозяйственных животных, а также служат теоретическим фундаментом для изучения многих дисциплин ветеринарно-зоотехнического цикла важным элементом для подготовки специалистов сельского хозяйства.

УДК591 636:612
ББК 45.2

Введение

Физиология — биологическая наука, предметом изучения которой являются жизнедеятельность организма. Физиология изучает механизмы осуществления функций организма, из взаимосвязи между собой, регуляцию и приспособление организма к условиям внешней среды в процессе эволюции.

Краткий курс лекций по дисциплине «Физиология и этологии животных» дает представление об основных закономерностях, лежащих в основе физиологических процессов, происходящих в живом организме, в их развитии и взаимодействии с внешней средой, что необходимо для овладения научными основами современной технологии животноводства и успешного проведения зоотехнических и ветеринарных мероприятий

Краткий курс лекций по дисциплине «Физиология и этологии животных» предназначен для студентов 36.05.01 «Ветеринария».

Лекция 1

ОПРЕДЕЛЕНИЕ ФИЗИОЛОГИИ КАК СИСТЕМЫ НАУК

1.1. Физиология как научная дисциплина

Физиология (от греч. physis — природа и logos — учение) — наука о жизнедеятельности организма и отдельных его частей: клеток, тканей, органов, функциональных систем. Она раскрывает механизмы осуществления функций организма, их взаимосвязи между собой, регуляцию и приспособление организма к условиям внешней среды в процессе эволюции.

Физиология служит важнейшей научной основой большинства ветеринарных и зоотехнических дисциплин: патологической физиологии, фармакологии, диагностики и терапии, хирургии, акушерства и искусственного осеменения, кормления и разведения животных. Выясняя закономерности, лежащие в основе физиологических процессов, зная функции органов и систем организма во взаимодействии с окружающей средой, можно повышать продуктивность животных (молочную, мясную, яичную, шерстную и др.) и успешно проводить ветеринарные и зоотехнические мероприятия.

Физиология тесно связана с такими морфологическими науками, как анатомия и гистология. Понять работу любого органа можно, лишь зная его строение, ибо функция и форма связаны неразрывно. Эта связь является следствием длительной эволюции — с изменением формы в процессе приспособления неизбежно изменялась и структура.

Разнообразные цели и задачи физиологии требуют привлечения других наук, казалось бы, далеких от физиологии. Например, за функциональным состоянием организма животных, находящихся на расстоянии, можно следить с помощью радиотелеметрических систем. Химия, и особенно биологическая, дает возможность определять даже незначительные изменения, происходящие во внутренней среде организма под влиянием тех или иных внешних воздействий.

1.2. Краткая история физиологии

Сведения о строении и функциях организма систематизированы и изложены в сочинениях гениального греческого философа, врача, «отца медицины» Гиппократа (V—IV вв. до н. э.). Римский ученый Гален (II в. н. э.) описал строение стенок желудка, кишечника, кровеносных сосудов, матки. Он проводил сложные опыты над животными, перерезал у них спинной мозг и по наступавшим, затем выпадениям функций выяснял роль нервной системы в организме.

В Средней Азии, в Хорезме, около тысячи лет тому назад жил крупнейший ученый, таджикский врач Ибн-Сина (Авиценна), описавший различные физиологические процессы у людей. Его трактаты оказывали большое влияние на медицину вплоть до XVII столетия.

Начало физиологии как экспериментальной науки, изучающей процессы, протекающие в здоровом организме, было положено в XVII в. английским врачом Вильямом Гарвеем, который исследовал движение крови и в 1628 г. описал его в книге «Anatomica de motv cordis et sangvi-nis in animalibus» («О движении сердца и крови у животных»).

В XVII в. ученые рассматривали функции организма с точки зрения

физики, механики и химии, не учитывая того, что процессы в живой материи протекают иначе, чем в мертвой. Например, таких воззрений придерживался Рене Декарт (1596—1650). Он открыл явление рефлекса, т. е. отражение организмом воздействий окружающей среды.

В XVIII в. основоположник русской науки Михаил Васильевич Ломоносов (1711 —1765) открыл закон сохранения материи и энергии, послуживший основой материалистического

В XVII и XVIII столетиях среди ученых Западной Европы господствовали метафизические понятия о неизменяемости живых организмов. Важное значение имели открытия Мальпиги о наличии капилляров в кровеносной системе и русского ученого А. М. Шумлянского (1748— 1798) о тонкой структуре почек.

Открытие закона сохранения энергии, клеточной теории (Р. Вихров, 1891 — 1902) и эволюционное учение послужили основой для развития всех биологических наук в тот период.

В середине XIX в. французский ученый Клод Бернар провел большие исследования в области физиологии пищеварения, обмена веществ, кровеносной и нервной систем.

Во второй половине XIX в. исследовали также свойства и функции нервных аппаратов (рецепторов), воспринимающих воздействия внешней среды (Э. Вебер, Г. Гельмгольц, И. М. Сеченов и др.). В этот период начато изучение роли рецепторов, заложенных во внутренних органах и скелетных мышцах.

Основоположником экспериментальной физиологии в России был А. М. Филомафитский (1807—1849); он выпустил учебник по физиологии, ставший первой русской оригинальной и критической сводкой по физиологии. Особый интерес представляют его работы о сущности процессов дыхания и теплообразования.

Значительные достижения в области физиологии были сделаны русскими учеными А. П. Вальтером (1817—1889) и В. А. Басовым (1812—1879). Вальтер установил влияние нервной системы на внутренние процессы в организме, а Басов разработал наложение фистулы желудка у собак без нарушения иннервации, показав возможность длительного физиологического эксперимента.

Работы русских физиологов XIX в. отличались своей материалистической направленностью. Во второй половине XIX в. в России работал ряд выдающихся физиологов во главе с И. М. Сеченовым, которого И. П. Павлов назвал «отцом русской физиологии».

И. М. Сеченов сформулировал важное положение, что в основе деятельности головного мозга лежит рефлекторная деятельность и все сознательные и бессознательные акты по своему происхождению есть рефлексы. Он воспитал ряд ученых, среди которых были: В. В. Пашутин (1845—1901), создавший русскую школу патологической физиологии; крупнейший фармаколог Н. П. Кравков (1865—1924); М. Н. Шатерников (1870—1939), изучавший обмен веществ; А. Ф. Самойлов (1867— 1930) — исследователь электрических явлений в живых тканях.

Идеи Сеченова развивал и разрабатывал его последователь, гениальный русский физиолог, академик Иван Петрович Павлов.

В 1904 г. ему была вручена крупнейшая международная награда того времени — Нобелевская премия.

Работы Павлова в дальнейшем продолжили его многочисленные последователи и ученики. К. М. Быков (1886—1961), развивая павловское учение о высшей нервной деятельности, исследовал влияние коры больших полушарий головного мозга на деятельность внутренних органов.

Л. А. Орбели вместе с А..Г. Гинецинским и другими сотрудниками работал над развитием павловской идеи о трофическом влиянии нервной системы и создал теорию симпатической иннервации — адаптационно-трофическую теорию.

Большое значение имеют исследования П.К. Анохина и его сотрудников, выдвинувших представление о функциональных системах и установивших огромную роль обратных связей в образовании и укреплении условных рефлексов и поведенческих реакций.

В нашей стране имеются большие достижения в области физиологии, способствующие

развитию различных отраслей животноводства. Значительно расширились и углубились представления о многих функциях организма животных. Большой вклад в развитие физиологии сельскохозяйственных животных внесли такие ученые, как М. М. Завадовский, Н. Ф. Попов, И. А. Барышников, К- Р. Викторов, И. И. Иванов, А. Д. Синещеков, А. И. Лопырин, П. Ф. Солдатенков, Н. В. Курилов, А. А. Алиев и многие другие.

1.3. Важнейшие физиологические функции

Организм находится во взаимосвязи с внешней средой. Процессы, происходящие в живом организме, качественно отличаются от явлений мертвой природы. Постоянный *обмен веществ* между живым организмом и окружающей средой является основным признаком жизни. С прекращением обмена прекращается и жизнь.

В живом организме постоянно протекают два процесса: ассимиляция и диссимиляция. Эти процессы взаимно противоположны, неразрывно связаны один с другим и существуют одновременно. *Ассимиляция* — это процесс усвоения веществ, поступающих из внешней среды, в результате которого образуются клетки и межклеточное вещество. *Диссимиляция* — это процесс распада живой материи, в результате которого освобождается энергия живого вещества, необходимая для жизнедеятельности организма. С обменом веществ связаны все свойств организма, характеризующих его жизнедеятельность.

Гомеостаз — постоянство химического состава и физико-химических свойств внутренней среды — является особенностью целостного организма и имеет важнейшее значение для его жизнедеятельности.

Он выражается наличием ряда устойчивых количественных показателей (констант), характеризующих нормальное состояние организма, как-то: температура тела; осмотическое давление крови и тканевой жидкости; величины содержания в них калия, натрия, хлора, фосфора, а также белков и сахара, концентрации водородных ионов и др.

Организм — это саморегулирующаяся система, реагирующая как единое целое на различные воздействия внешней среды. Функции и реакции в нем регулируются двумя системами (гуморальная и нервная). Филогенетически гуморальная (гумор — жидкость) регуляция значительно более древняя, чем нервная. *Гуморальная регуляция* осуществляется при помощи веществ, циркулирующих в крови и жидкостях организма; она имеется даже у низших существ.

Гуморальные связи имеются в растительном и животном мире. Однако животные обладают еще одной важнейшей связью — через нервную систему. Гуморальная система по сравнению с нервной является более медленной (она осуществляется в 200—20000раз медленнее) и действует по принципу «всем—всем— всем». Нервная регуляция отличается строгой направленностью. Чем выше животное по филогенетическому развитию, тем в большей степени его функции находятся под контролем нервной регуляции.

Таким образом, в организме существует единый нервно-гуморальный механизм регуляции различных функций. Нервная система координирует как деятельность внутренних систем организма, так и взаимодействие и уравновешивание его с окружающей средой.

Основу работы нервной системы составляет рефлекс, то есть отражение. *Рефлекс* — это ответная реакция организма на раздражение, осуществляемая через центральную нервную систему. Нервный путь, по которому проходит возбуждение, идущее от рецепторов через центральную неравную систему до различных органов, называется *рефлекторной дугой,* которая имеет обратную связь (рефлекторное кольцо) с центральной нервной системой, сообщающую о результатах действия, регулируя силу и частоту раздражения.

В физиологии сформировались направления, изучающие связи организма с внешней средой, неизмеримо усложняющиеся в результате научно-технического прогресса: биоритмология, этология, физиология животных с высокой продуктивностью и репродуктивной функцией.

Вопросы для самоконтроля

1) Физиология как наука
2) Основные задачи физиологии.
3) Отличия живого организма от неживой материи.
4) Организм как единое целое.
5) Регуляция основных физиологических функций.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Основная

1. **Иванов, А.А.** Этология с основами зоопсихологии: учебник / Иванов, А.А. - Лань, 2009.- 365 с.

2. **Практикум по физиологии животных**: Учебное пособие /Лысов, В.Ф., Ипполитова, Т.В., Максимов, В.И., Шевелев, Н.С. / Под ред. Максимова, В.И. – М.: КолосС, 2010. – 303 с.

3. **Сборник заданий к лабораторному практикуму по физиологии и этологии животных**: учебное пособие /Ипполитова, Т.В., Максимов, В.И., Ткаченко, Т.Е., Вальциферова, С.В., Фомина, В.Д., Ветрова, Л.Ю., Любимов, В.Е., Мусиенко, П.М., Хомутинникова, Ю.А., Николаева, Э.Б. – М.: ФГОУ ВПО МГАВМиБ, 2009. – 119 с.

4. **Физиология и этология сельскохозяйственных птиц**: Учебник / Гудин, В.А. [и др.] / Под ред. В.И. Максимова. – СПб.: Изд-во «Лань», 2010. – 336 с.

5. **Этология животных**: Учебник / Лысов, В.Ф. [и др.] / Под ред. В.И. Максимова. – М.: КолосС, 2010. – 296 с.

Дополнительная

1. **Базанова, И.У.** Физиология с/х животных / Базанова, У.И. [и др.]. – М.: Колос, 1991. - 378 с.

2. **Битюков, И.П.** Практикум по физиологии с/х животных / Битюков, И.П. [и др.] - М.: Агропромиздат, 1990. - 123 с.

3. **Георгиевский, В.И.** Физиология с/х животных: учебник / Георгиевский, В.И. - М.: Агропромиздат, 1990. - 510 с.

4. **Грачев, И.И., Галинцев В.П.** Физиология лактации с/х животных: учебник / Грачев, И.И., Галинцев, В.П. - М.: Колос, 1974. - 477 с.

5. **Костин, А.П.** Физиология с/х животных: учебник/ Костин, А.П. [и др.]. - М.: Колос, 1993. - 386 с.

6. **Новицкий, Б.Б.** Поведение с/х животных: учебник / Новицкий, Б.Б. – М.: Колос, 1981.

7. **Руководство по физиологии**: Физиология с/х животных. – М. Наука, 1978.

8. **Сысоев, А.А.** Физиология с/х животных (в рисунках и системах): атлас/ Сысоев, А.А. - М.: Колос, 1974. - 147 с.

9. **Шмидт–Нельсон, К.** Физиология животных: учебник / Т.1 и 2 / Шмидт–Нельсон, К. – М.: Мир, 1982. - 389 с.

Лекция 2

ФИЗИОЛОГИЯ ВНУТРЕННЕЙ СРЕДЫ ОРГАНИЗМА

Внутренняя среда организма состоит из трех основных жидкостей: крови, лимфы и тканевой жидкости.

2.1 Физиология системы крови

Кровь – жидкая соединительная ткань, которая обладает следующими функциями: 1) газообменной – доставляет клеткам кислород и выносит углекислый газ; 2) трофической – разносит по организму питательные вещества; 3) экскреторной – выносит из организма продукты распада; 4) защитной – осуществляет защиту нашего организма от вредных веществ и инородных тел; 5) секреторный – разносит по организму гормоны; терморегуляторной – обеспечивает регуляцию температуры тела; 6) гомеостатической – осуществляет постоянство метаболических процессов.

Количество крови различно у животных разного вида, пола, породы, хозяйственного использования и составляет в среднем 7…8 % от массы тела.

В нормальных условиях не вся кровь, а только ее часть циркулирует в кровеносных сосудах. Другая часть находится в кровяных депо (печень, селезенка, кожа). Потеря 1/2 - 1/3 количества крови опасна для жизни.

В **состав крови** входят плазма и форменные элементы крови. По объему плазма составляет приблизительно 60 % объема крови, а форменные элементы – 40 %.

Плазма представляет собой желтоватую полупрозрачную жидкость с удельным весом 1020-1028. Она состоит из воды (90…92 %), органических соединений и неорганических солей. Органические соединения в совокупности с неорганическими солями составляют сухой остаток плазмы. На долю сухого остатка приходится 8…10 %, из которых 7,2 % приходится на белки, 0,17 % - органические вещества (глюкоза, мочевина, мочевая кислота и т.д.) и 1 % на неорганические соли. Состав плазмы в нормальных физиологических условиях относительно постоянен.

Плазма обладает ***осмотическим давлением***, которое зависит в основном от концентрации находящихся в ней минеральных солей и имеет важное значение в распределении воды и растворенных веществ в тканях.

Наряду с постоянством осмотического давления и постоянством соотношения концентраций ионов солей в крови поддерживается ***постоянство реакции***. Реакция среды определяется концентрацией водородных ионов - pH. Реакция крови слабо щелочная – pH в среднем 7,36. Поддержанию постоянства реакции крови способствует имеющиеся в крови буферные вещества, к которым относятся гемоглобин, бикарбонаты, фосфаты и белки крови.

Белки плазмы крови состоят из трех групп: альбумины, глобулины и фибриноген. Биосинтез альбуминов и фибриногена происходит в клетках печени. Глобулины синтезируются еще и в селезенке, костном мозге и лимфатических узлах. Белки плазмы выполняют следующие функции: обеспечивают вязкость крови, то есть поддерживают постоянство кровяного давления; обеспечивают онкотическое давление для поддержания вязкости крови; транспортируют жиры, гормоны и металлы; обеспечивают буферные свойства, то есть способствуют сохранению постоянства реакции крови; осуществляют гемостатическую функцию, которую выполняет фибриноген, являясь основным фактором свертывания крови; осуществляют иммунологическую функцию, то есть обеспечивают невосприимчивость организма к инфекционным болезням; осуществляют ферментативно-метаболическую функцию.

К форменным элементам крови относят эритроциты, лейкоциты и тромбоциты. **Эритроциты** представляют собой круглые двояковогнутые безъядерные клетки. Диаметр

эритроцитов животных равен 4…8 μ, а толщина – 2…2,5 μ. Они циркулируют в крови 120 дней, а затем разрушаются в селезенке и в печени. В норме количество эритроцитов является одним из основных гематологических показателей в клинической диагностике. Количество эритроцитов опребделяют в 1 мм^3 крови и оно колеблется от 3 до 12 млн.. Главной функцией эритроцитов является транспорт кислорода, кроме этого, эритроциты участвуют в транспорте гормонов, создании вязкости крови, поддержании кислотно-щелочного баланса.

В эритроцитах находится вещество, окрашенное в красный цвет – **гемоглобин**. Гемоглобин является дыхательным ферментом эритроцитов и составляет до 90 % их сухой массы. Гемоглобин – сложный белок, состоящий из собственно белковой части (глобина) и небелковой части – простетической группы (гема), содержащей железо. Важнейшая функция гемоглобина – связывание, перенос и высвобождение кислорода. Кроме этого, гемоглобин является главным внутриклеточным буфером, поддерживающим оптимальное для метаболизма pH. Количество гемоглобина в крови, или его концентрация, у животных оно различно и колеблется от 80 г/л до 170 г/л.

Группы крови. Совокупность эритроцитарных и плазменных белков определяет разделение крови на группы. Из многочисленных типов классификации наиболее распространена Янского-Ландштейнера (АВО) и резус-принадлежность (Rh^+- Rh^-). В основе данной классификации лежит наличие в эритроцитах агглютиногенов (А, В), а в плазме крови агглютининов (ά, β). При взаимодействии одноименных агглютиногенов и агглютининов происходит реакция гемагглютинации, то есть склеивание эритроцитов.

Резус-фактор. Кроме агглютиногенов, определяющих четыре группы крови, эритроциты могут содержать в разных комбинациях и многие другие агглютиногены. Среди них особенно большое значение имеет резус-фактор. Группы крови, в которых содержится антиген Rh(D), условно принято считать резус-положительными (Rh+), а группы крови, не содержащие антигена Rh(D), - резус-отрицательными (Rh-). Rh-агглютиноген не имеет в плазме «врожденных» агглютининов. Они могут вырабатываться иммунной системой резус-отрицательного реципиента при переливании ему резус-положительной крови или организмом резус-отрицательной матери, беременной резус-положительным плодом, если плацента матери имеет дефекты, и вследствие нарушения ее барьерных функций кровь плода и матери смешиваются. В первом случае повторное переливание резус-несовместимой крови может привести к аутоиммунному гемолизу, так как резус-антитела являются сильнейшими гемолитическими ядами. Во втором случае, если целостность плаценты нарушена, иммунная система матери вырабатывает резус-антитела к эритроцитам плода, что может привести к частичному, а при высоком титре антител к полному, гемолизу крови плода и его внутриутробной гибели.

Лейкоциты – клетки, содержащие ядро и цитоплазму. Образуются лейкоциты в красном костном мозге, лимфатических узлах и селезенке из стволовых клеток. В норме лейкоцитов содержится 4,0…16,0 тысяч в 1 мкл. Количество лейкоцитов в течение суток колеблется: в утренние часы число лейкоцитов в крови минимальное, после приема пищи, во время физической работы и при сильных эмоциях число их увеличивается. Снижение количества лейкоцитов называется ***лейкопенией***, а повышение – ***лейкоцитозом***. Все лейкоциты делятся на два класса: гранулоциты (нейтрофилы, базофилы, эозинофилы) и агранулоциты (лимфоциты и моноциты).

Моноциты являются предшественниками тканевых макрофагов. Время пребывания их в крови от 36 до 104 часов.

Процентное соотношение разных видов лейкоцитов описывается лейкоцитарной формулой.

Лейкоциты благодаря их способности выходить из кровеносного русла в ткани и возвращаться обратно участвуют в защитных реакциях организма. Лейкоциты способны захватывать и поглощать чужеродные частицы, продукты распада клеток,

микроорганизмы, переваривать их. Эта способность лейкоцитарных клеток называется ***фагоцитарной активностью***.

Тромбоциты – кровяные пластинки, которые образуются из мембраны мегакариоцитов. В норме у животных в 1 мкл содержится от 250 до 7000 тысяч тромбоцитов. Количество их увеличивается после приема пищи и совершения мышечной работы. Увеличение количества тромбоцитов при мышечной нагрузке получило название миогенного тромбоцитоза. Тромбоциты обладают такими свойствами как ***адгезия*** (прилипание) и ***агрегация*** (склеивание) и выделяют вещества, способствующие свертыванию крови.

Гемостаз. Одной из важнейших характеристик крови является наличие гемостаза. ***Гемостаз*** – это совокупность механизмов, обеспечивающих целостность сосудистого русла и реологию крови. Гемостаз определяется как временный и постоянный. Временный гемостаз состоит из сосудистого, тромбоцитарного и коагуляционного гемостаза. Постоянный гемостаз составляют ретракция сгустка и реканализация сосуда.

Свертывающая система крови – это совокупность тромбоцитарных, тканевых и плазменных факторов, взаимодействие которых по каскадному принципу обеспечивает формирование тромба и остановку кровотечения. Свертывание крови является коагуляционным гемостазом, который следует за сосудисто-тромбоцитарным гемостазом.

1. Сосудисто-тромбоцитарный гемостаз – это начальный период гемостаза, который определяется активностью сосудистых и тромбоцитарных реакций. Этот гемостаз определяет спонтанную остановку кровотечения после повреждения мелких сосудов.

2. Коагуляционный гемостаз. При повреждении тканей и кровеносных сосудов свертывающая система активируется, и кровь человека свертывается в течение 3…4 минут, а через 5…6 минут превращается в плотный сгусток – тромб. Объясняется это тем, что имеющийся в плазме фибриноген переходит в нерастворимую форму – фибрин, который выпадает в виде нитей.

Кроме свертывающей системы в организме работает антикоагуляционная (противосвертывающая) система, которая предупреждает свертывание крови в кровеносных сосудах. В печени и легких образуется вещество гепарин, препятствующее свертыванию крови путем превращения тромбина в неактивное его состояние, в результате чего развивается фибринолиз – разрушение фибрина. Результатом совместной работы этих двух систем является поддержание жидкого состояния крови.

2.2. Физиология лимфатической системы

Лимфатическая система включает разветвленные в органах и тканях лимфатические капилляры, лимфатические сосуды, стволы и протоки. На путях следования лимфатических сосудов лежат лимфатические узлы. Функцией лимфатической системы является выведение из органов и тканей продуктов обмена веществ, растворенных и взвешенных в тканевой жидкости, и профильтровывание их через биологические фильтры – лимфатические узлы. В лимфатические капилляры вместе с тканевой жидкостью всасываются крупнодисперсные белки, частицы погибших клеток, продукты жизнедеятельности микробных тел.

Между клетками нашего организма имеются небольшие промежутки, которые наполнены межклеточной (тканевой) жидкостью. Эта жидкость, находясь в постоянном движении, попадает в лимфатические сосуды, где смешивается с жидкостью оттекающей от разных органов. Любая тканевая жидкость есть результат фильтрации плазмы через стенки капилляров. Всосавшаяся в лимфатические капилляры тканевая жидкость вместе с содержащимися в ней веществами называется лимфой. Так как состав лимфы в зависимости от места своего нахождения различен, для исследования берется лимфа только из грудного протока. Эта лимфа в норме бесцветна, или слегка желтовата, имеет щелочную реакцию. В ней содержится: воды – 94…95 %, белков – сывороточного альбумина, сывороточного глобулина и фибриногена – до 4 %, минеральных солей – 0,7-

0,8 %, содержание жира колеблется резко в зависимости от стадии пищеварения. В лимфе есть также клетки иммунной системы.

2.3. Физиология иммунной системы

Система крови, лимфатическая система и иммунная система тесно связаны между собой общностью происхождения, строения и функции. Родоначальником всех видов клеток системы крови и иммунной системы являются стволовые клетки костного мозга. Иммунная система объединяет органы и ткани, обеспечивающие защиту организма от генетически чужеродных клеток или веществ, поступающих извне или образующихся в организме. В органах иммунной системы и системы крови образуются иммунокомпетентные клетки, к которым относят: антигенпрезентирующие клетки (моноциты, макрофаги, эндотелиальные клетки); регуляторные клетки (хелперы, супрессоры, контрсупрессоры, памяти); эффекторы иммунного ответа (Т и В-киллеры, В-антителопродуценты, плазматические клетки).

Основными рабочими клетками иммунной системы являются лимфоциты, которые распознают и уничтожают проникшие в организм или образовавшиеся в нем генетически чужеродные клетки или другие чужеродные вещества. Все лимфоциты делят на три группы: Т-клетки, В-клетки. Т-лимфоциты осуществляют клеточный иммунитет, то есть они определяют, запоминают и сообщают организму о появившихся чужеродных белковых образованиях. Т-лимфоциты делятся на Т-хелперы, Т-супрессоры, Т-клетки памяти, Т-амплифайеры и Т-киллеры. В-лимфоциты осуществляют гуморальный иммунитет. Производные В-лимфоцитов – плазматические клетки – синтезируют антитела (иммуноглобулины) и выделяют их в кровь, в секреты желез, где антитела вступают в соединение с антигенами (чужеродными белками) и нейтрализуют их. В-лимфоциты так же подразделяются на подгруппы, в зависимости от выполняемой ими функции: В-антителопродуценты, В-хелперы, В-киллеры, В-клетки памяти, В-супрессоры.

Вопросы для самоконтроля

1) Кровь как внутренняя среда организма и ее функции.
2) Состав крови сельскохозяйственных животных.
3) Эритроциты, их строение, количество и функции.
4) 'Лейкоциты, их строение, количество, лейкоцитарная формула и функции.
5) Кровяные пластинки, их строение, количество и функции.
6) Гемоглобин, его физиологическая характеристика, соединения с различными газами.
7) Биологическое значение и механизм свертывания крови.
8) Составляющие иммунной системы организма.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Основная

1. **Практикум по физиологии животных**: Учебное пособие /Лысов, В.Ф., Ипполитова, Т.В., Максимов, В.И., Шевелев, Н.С. / Под ред. Максимова, В.И. – М.: КолосС, 2010. – 303 с.
2. **Сборник заданий к лабораторному практикуму по физиологии и этологии животных**: учебное пособие /Ипполитова, Т.В., Максимов, В.И., Ткаченко, Т.Е., Вальциферова, С.В., Фомина, В.Д., Ветрова, Л.Ю., Любимов, В.Е., Мусиенко, П.М., Хомутинникова, Ю.А., Николаева, Э.Б. – М.: ФГОУ ВПО МГАВМиБ, 2009. – 119 с.
3. **Физиология и этология животных**: Учебник / Лысов, В.Ф. [и др.] – М.: КолосС, 2004. – 568 с. (Учебники и учебные пособия для студентов высших учебных заведений по специальностям «Ветеринария» и «Зоотехния»).
4. **Физиология и этология сельскохозяйственных птиц**: Учебник / Гудин, В.А. [и др.] / Под ред. В.И. Максимова. – СПб.: Изд-во «Лань», 2010. – 336 с.

5. **Этология животных**: Учебник / Лысов, В.Ф. [и др.] / Под ред. В.И. Максимова. – М.: КолосС, 2010. – 296 с.

Дополнительная

1. **Базанова, И.У.** Физиология с/х животных / Базанова, У.И. [и др.]. – М.: Колос, 1991. - 378 с.
2. **Битюков, И.П.** Практикум по физиологии с/х животных / Битюков, И.П. [и др.] - М.: Агропромиздат, 1990. - 123 с.
3. **Георгиевский, В.И.** Физиология с/х животных:учебник / Георгиевский, В.И. - М.: Агропромиздат, 1990. - 510 с.
4. **Грачев, И.И., Галинцев В.П.** Физиология лактации с/х животных: учебник / Грачев, И.И., Галинцев, В.П. - М.: Колос, 1974. - 477 с.
5. **Костин, А.П.** Физиология с/х животных: учебник/ Костин, А.П. [и др.]. - М.: Колос, 1993. - 386 с.
6. **Новицкий, Б.Б.** Поведение с/х животных: учебник / Новицкий, Б.Б. – М.: Колос, 1981.
7. **Руководство по физиологии**: Физиология с/х животных. – М. Наука, 1978.
8. **Сысоев, А.А.** Физиология с/х животных (в рисунках и системах): атлас/ Сысоев, А.А. - М.: Колос, 1974. - 147 с.
9. **Шмидт–Нельсон, К.** Физиология животных: учебник / Т.1 и 2 / Шмидт–Нельсон, К. – М.: Мир, 1982. - 389 с.

Лекция 3

ФИЗИОЛОГИЯ СИСТЕМЫ КРОВООБРАЩЕНИЯ

3.1. Структурно-функциональная организация сердца

Система кровообращения выполняет в организме следующие функции: транспортную, дыхательную, питательную, экскреторную, терморегуляторную и гуморальную. Функциональными отделами системы кровообращения являются:

1. сердце – генератор давления и расхода;
2. аорта – сосуд высокого давления;
3. артерии – сосуды стабилизаторы давления;
4. артериолы и прекапилляры – сосуды распределители капиллярного; кровотока;
5. капилляры – обменные сосуды;
6. венулы и вены – аккумулирующие сосуды;
7. полые вены – сосуды венозного возврата крови;
8. артерио-венулярные анастамозы – шунтирующие сосуды.

Важнейшей функцией системы кровообращения является поддержание постоянного и непрерывного движения крови по замкнутой, сильно разветвленной системе кровеносных сосудов.

Макроструктура. Сердце – полый мышечный четырехкамерный орган, состоящий из двух предсердий и двух желудочков. Правая и левая половины сердца разделены сплошной перегородкой. Предсердия и желудочки сообщаются через предсердно-желудочковые отверстия, в которых находятся клапаны, открывающиеся в сторону желудочков: трехстворчатый справа и двустворчатый (митральный) – слева. Предсердно-желудочковые клапаны обеспечивают ток крови только в одном направлении, по градиенту давления. Снаружи сердце покрыто перикардом Внутренний (серозный) слой перикарда образует два листка – висцеральный (покрывает миокард) и париетальный (прилегает изнутри к фиброзному перикарду). Пространство между листками перикарда представляет собой полость, заполненную жидкостью, облегчающей движения сердца. Изнутри полость сердца выстлана эндокардом. Он состоит из соединительной ткани, покрытой эндотелием, и участвует в формировании створок клапанов

Микроструктура миокарда. Миокард – сложная многотканевая структура. Основной компонент миокарда – поперечно исчерченные сократительные кардиомиоциты (типические), образующие сиипласт. Характерной особенностью микроструктуры миокарда является наличие вставочных дисков, где соседние кардиомиоциты образуют зоны плотного контакта. В области тесного прилегания кардиомиоцитов электрическое сопротивление ничтожно по сравнению с другими участками, поэтому возбуждение легко и быстро распространяется по всей массе миокарда. Миокард обладает несколькими крайне важными для сокращения сердца свойствами: автоматией, возбудимостью, проводимостью, сократимостью и внутренней секрецией.

Цикл деятельности сердца. ***Первая фаза*** сердечного цикла – это систола предсердий: предсердия сокращаются, и кровь, находящаяся в них, поступает в желудочки. Створчатые клапаны свободно открываются в сторону желудочков и поэтому не мешают току крови из предсердий в желудочки. При систоле предсердий кровь не может поступать обратно в вены, так как устья вен при этом сжимаются кольцевыми мышцами. Систола предсердий длится 0,12 секунды. Вслед за систолой предсердий следует ***вторая фаза*** – систола желудочков. Систола желудочков в свою очередь состоит из двух периодов: фазы напряжения и фазы изгнания крови. В фазу напряжения (которая делится на фазу асинхронного сокращения и фазу изометрического сокращения) мышцы желудочков напрягаются (растет их тонус), и давление в желудочках повышается.

Створчатые клапаны при этом захлопываются. Одновременно открываются створчатые клапаны, и кровь самотеком из предсердий вновь начинает поступать в желудочки. ***Третья фаза*** сердечного цикла – общая пауза. В период паузы кровь свободно протекает из верхней и нижней полых вен в правое предсердие, а из легочных вен - в левое предсердие. Так как створчатые клапаны открыты, то кровь отчасти попадает и в желудочки.. Затем начинается новый сердечный цикл.

Частоту сердцебиения можно посчитать по пульсу. Ритм работы сердца зависит от массы, вида животного и уровня обмена веществ. Частота сердечных сокращений у животных разных видов различна: у слонов — 25…28, лошадей — 32…42, верблюдов — 32…52, крупного рогатого скота и свиней — 60…80, собак — 70…80, кроликов— 120…140, кур — до 300 в минуту. Такую частоту сердечных сокращений называют ***нормотонией***.

Тоны сердца. Работа сердца сопровождается характерными звуками, которые получили название ***тонов сердца***. При выслушивании стетофонендоскопом различают два тона сердца: ***первый тон*** называется ***систолическим***, так как он возникает вовремя систолы желудочков. Он протяжный, глухой и низкий. ***Второй тон, диастолический***, соответствует диастоле желудочков. Он короткий, высокий и возникает при захлопывании полулунных клапанов, которое происходит следующим образом. После систолы давление крови в желудочках резко падает. В аорте и легочной артерии в это время оно высокое, кровь из сосудов устремляется обратно в сторону меньшего давления, то есть к желудочкам, и под напором этой крови полулунные клапаны захлопываются. Методика записи тонов сердца называется ***фонокардиографией***.

Сердечный толчок. Если приложить руку к области проекции сердца то можно ощутить ***сердечный толчок***. Этот толчок зависит от изменения положения сердца при систоле. При сокращении сердце , несколько поворачивается слева направо, левый желудочек прижимается к грудной клетке, давит на нее. Это давление ощущается в виде толчка.

Количество крови, выбрасываемое сердцем. При сокращении каждый желудочек выбрасывает в среднем 70…80 мл крови. Количество крови, выбрасываемое каждым желудочком при систоле, называется ***ударным***, или ***систолическим, объемом***. Количество крови, выбрасываемое правым и левым желудочками, одинаково. Если известно количество крови, выбрасываемой желудочком во время систолы, и ЧСС, то можно рассчитать количество крови, выбрасываемой сердцем в минуту, или ***минутный объем*** (УОК·ЧСС = МОК).

Электрические явления в сердце. Деятельность сердца сопровождается электрическими явлениями. Метод исследования сердца, основанный на регистрации и анализе суммарного электрического потенциала (токов действия), возникшего при возбуждении различных отделов сердца получил название ***электрокардиографии***. ***Электрокардиограмма*** (ЭКГ) – периодически повторяющаяся кривая, отражающая протекание процесса возбуждения сердца во времени. По данным ЭКГ можно оценить ритм сердца и диагностировать его нарушения, выявить различного рода нарушения и повреждения миокарда (включая проводящую систему), контролировать действие кардиотропных лекарственных средств. Электрокардиограмма у всех здоровых животных всегда постоянна и имеет пять зубцов, которые обозначаются буквами P, Q, R, S, T.

Автоматия сердца. Проводящая система сердца. Способность сердца ритмично сокращаться независимо от каких-либо внешних раздражений называется ***автоматией***. Проводящая система сердца представлена узлами, которые образованы скоплениями атипичных кардиомиоцитов и, отходящим от этих узлов, пучком.

Первое скопление атипичных кардиомиоцитов располагается в правом предсердии между устьями верхней и нижней полых вен. Это скопление получило название ***узла Кейт-Флэка***, или ***синоатриального узла***. ***Второе скопление*** тоже находится в правом предсердии, но у атриовентрикулярной перегородки, поэтому называется ***атриовентрикулярным узлом***, или ***узлом Ашоф-Тавара***. От узла Ашоф-Тавара отходит пучок, который направляется в желудочки по межжелудочковой перегородке. Этот пучок получил название ***пучка Гиса***. Пучок Гиса делится на две ножки, одна из которых идет в

правый желудочек, а другая – в левый, соответственно чему эти ножки называются ***правой и левой ножками пучка Гиса***. Основным центром автоматии является узел Кейт-Флэка. От него по проводящим волокнам предсердий возбуждение достигает атриовентрикулярного узла (Ашоф-Тавара), где происходит некоторая задержка проведения возбуждения, необходимая для согласованной работы желудочков и предсердий. Затем возбуждение по проводящим кардиомиоцитам (атипичным) пучка Гиса, его ветвям и волокнам Пуркинье, на которые делятся обе ножки пучка, распространяется на миокард (сократительные кардиомиоциты - типичные) обоих желудочков, вызывая их сокращение.

3.2. Регуляция работы сердца

Иннервация сердца. Несмотря на то, что периодическая деятельность сердца обусловлена автоматизмом, его работа находится также под постоянным влиянием экстракардиальных (внесердечных) факторов. Одним из важнейших среди них является действие вегетативной нервной системы – симпатического и парасимпатического ее отделов. Симпатические нервы отходят от шейного симпатического узла, а блуждающие нервы (парасимпатический отдел ВНС) начинаются в продолговатом мозгу, где лежит их центр. Раздражение симпатических и блуждающих нервов приводит к изменению возбудимости (батмотропный эффект), проводимости (дромотропный эффект), частоты сердечных сокращений (хронотропный эффект), амплитуды сокращений (инотропный эффект) и изменению тонуса мышечных волокон (тонотропный эффект). Симпатические и блуждающие нервы оказывают на сердце противоположное влияние: симпатические вызывают положительные эффекты – учащают и усиливают сердечные сокращения, повышают возбудимость и тонус миокарда, улучшают проводимость, а блуждающие – аналогичные отрицательные эффекты.

Рефлекторные влияния на деятельность сердца Экстракардиальная нервная регуляция работы сердца имеет рефлекторную природу. Значительную роль в этом играют влияния с рефлексогенных зон кровеносных сосудов – дуги аорты, сонного синуса, верхней полой вены и правого предсердия. Кроме того, рефлекторные изменения работы сердца возникают при стимуляции механорецепторов, расположенных в желудке, кишечнике, брыжейке, легких, при надавливании на глазные яблоки и т.д. Поэтому раздражение этих органов способно оказывать как возбуждающее, так и тормозящее влияние на сердечную деятельность.

Гуморальная регуляция работы сердца. Большинство компонентов крови, в том числе гормоны, электролиты, другие биологически активные вещества влияют на работу сердца наиболее древним – гуморальным, способом. Положительное действие оказывают ***гормоны*** – адреналин (гормон мозгового вещества надпочечников), глюкагон (гормон поджелудочной железы), кортикостероиды (гормоны коркового вещества надпочечников), тироксин, трийодтиронин (гормоны щитовидной железы), а также кинины и простогландины. ***Ионы натрия*** необходимы для нормальной сократительной функции миокарда. ***Ионы кальция*** необходимы для электромеханического сопряжения. Деятельность сердца угнетают также ***ионы водорода***, избыток которых образуется во всех случаях, связанных с кислородным голоданием (гипоксией).

3.3. Структурно-функциональная организация сосудистого русла

Раздел физиологии сердечнососудистой системы, изучающий закономерности движения крови по сосудам называется ***гемодинамикой***. Основными закономерностями гемодинамики и характеристиками сосудистой системы являются:

1. **Сила, обеспечивающая движение крови по сосудам**, которая равна разности давления крови в начале и в конце кругов кровообращения (градиент кровообращения).

Градиент кровообращения равен $\delta P = P_н - P_к$. Давление крови создается сократительной деятельностью миокарда.

2. Сопротивление в сосудистой системе, препятствующее движению крови. Различные отделы большого круга кровообращения оказывают разное сопротивление току крови. Общее сопротивление (принятое за 100%) складывается из следующих составляющих: сопротивление в аорте и крупных артериях равно 19 %, в мелких артериях и артериолах – 50 %, в капиллярах – 25 %, в венулах – 4 %, в венах – 3 %. С увеличением радиуса сосудов сопротивление току крови уменьшается, при уменьшении увеличивается.

3. Непрерывность кровообращения. Важным условием непрерывности кровообращения является равенство объёмов кровотока – через суммарное поперечное сечение сосудов на любом участке малого и большого кругов кровообращения в норме протекает одинаковый объём крови. Объём крови, протекающий через поперечное сечение сосуда в единицу времени, называют ***объёмной скоростью кровотока*** (мл/мин). Объёмная скорость кровотока во всех отделах сосудистой системы одинаковая – 4…6 л/мин.

4. Распределение крови по основным отделам кровеносной системы. Содержащаяся в сердечнососудистой системе кровь распределяется следующим образом: в сердце – 7 % во время диастолы, в большом круге кровообращения – 84 % (из них в аорте и артериях – 14, в капиллярах – 6, в венах – 64), в малом круге кровообращения – 9 %.

5. Линейная скорость кровотока. Линейная скорость кровотока измеряется тем расстоянием, которое проходит частица крови за единицу времени. При одинаковой скорости линейная скорость кровотока в различных отделах кровеносного русла изменяется в больших пределах: с 20…25 см/с в аорте она уменьшается до 0,03...0,05 см/с в капиллярах, что важно для осуществления транспорта веществ в тканях. О линейной скорости кровотока в целом в сосудистой системе судят по времени *полного кругооборота крови, которое в норме равно 21…23 секунды.*

3.4. Особенности кровотока в различных отделах сосудистой системы

Кровоток в артериальной системе. Артерии вмещают лишь 10…15 % циркулирующей крови. Непосредственной движущей силой крови в артериях является градиент давления. Порционный выброс крови в аорту приводит к пульсовым колебаниям артериального давления (АД). Максимальный объём АД во время систолы называют ***систолическим*** давлением, минимальное давление к моменту открытия полулунных клапанов – ***диастолическим***, а разность между систолическим и диастолическим – ***пульсовым*** давлением. Непульсирующее давление, которое обеспечивает такой же гемодинамический эффект, как пульсирующее давление, называют ***средним*** давлением. Распространение пульсовой волны по сосудам сопровождается колебаниями артериальных стенок: они расширяются при повышении давления и спадаются при его падении. Эти колебания артериальных стенок называют ***артериальным пульсом*** и могут быть записаны с помощью сфигмографа. При анализе сфигмограммы выделяют следующие отрезки кривой – анакроту, катакроту и дикротический подъём (дикрота). ***Анакрота*** отражает повышение АД во время систолы желудочка, ***катакрота*** – снижение АД при расслаблении его мускулатуры, ***дикрота*** – дополнительную волну, обусловленную отражением гидравлической волны от замкнутых полулунных клапанов аорты.

Микроциркуляторное русло состоит из артериол, метартериол, прекапиллярных сфинктеров, магистральных капилляров, истинных капилляров, венул, анастомозов (шунтов). Скорость кровотока в капиллярах составляет 0,5…1,0 мм/с. Через стенку микрососудов происходит транспорт веществ, необходимых для метаболизма клеток, и продуктов обмена, подлежащих удалению из организма.

Венозные отделы сосудистой системы обеспечивают возврат крови к сердцу и наполнение правого предсердия и правого желудочка во время их диастолы. Высокая

растяжимость стенок вен делает их резервуаром крови переменной емкости. Вены содержат 65…70 % всего объёма циркулирующей крови.

Особенности кровотока по сосудам различных органов. Кровоснабжение различных органов находится в тесной корреляции с их функциональными особенностями и интенсивностью метаболизма.

1. В сосудистой сети малого круга кровообращения осуществляется обмен газов между кровью и альвеолярным воздухом.

2. Кровоток по сосудам сердца резко уменьшается при систоле в фазу напряжения. Причиной данного уменьшения является сжатие сосудов миокардом. В период диастолы кровоток восстанавливается. В 1 $мм^3$ сердечной мышцы имеются 3500…4000 капилляров, из которых в покое функционируют только 50 %.

3. Особенности кровотока по сосудам головного мозга. Кровоснабжение головного мозга соответствует его высоким энергетическим потребностям. Он потребляет около 20 % энергии, расходуемой организмом в покое. Прекращение кровоснабжения мозга на 5…6 секунд приводит к потере сознания. Отсутствие кровотока в течение 5…7 минут вызывает необратимые изменения в нейронах коры. Сосуды микроциркуляции головного мозга не имеют анастомозов, поэтому при их закупорке или спазме невозможно восстановление кровоснабжения за счет коллатералей микрососудов.

4. **Регуляция тонуса сосудов**. Количество крови, протекающее через любой орган, возрастает с увеличением системного артериального давления и просвета сосудов в органе. Тонус сосудов (их просвет) регулируется с помощью нервного, гуморального и миогенного механизмов.

Нервная регуляция тонуса сосудов осуществляется сосудодвигательным центром, который располагается в продолговатом мозге. Кроме этого важную роль в регуляции тонуса сосудов играют гипоталамус и кора большого мозга

Гуморальная регуляция осуществляется биологически активными веществами, одни из которых обладают вазоконстрикторным, а другие - вазоделататорным действием. ***Сосудорасширяющим действием обладают*** гистамин, брадикинин, ацетилхолин, окись азота, простогландины. Сильным сосудорасширяющим действием обладают ***АТФ, АДФ, АМФ и аденозин***. ***Адреналин*** активирует ά- и β-адренорецепторы. В низких концентрациях адреналин вызывает расширение сосудов кожи, мышц, сосудов брюшной полости.

Вопросы для самоконтроля

1) Функции системы кровообращения в организме.
2) Макроструктура сердца.
3) Микроструктура миокарда.
4) Сердечный цикл и его фазы.
5) Внешние проявления работы сердца.
6) Физиологические особенности миокарда.
7) Пути регулирования сердечной деятельности.
8) Основные закономерности гемодинамики.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Основная

1. **Практикум по физиологии животных**: Учебное пособие /Лысов, В.Ф., Ипполитова, Т.В., Максимов, В.И., Шевелев, Н.С. / Под ред. Максимова, В.И. – М.: КолосС, 2010. – 303 с.
2. **Сборник заданий к лабораторному практикуму по физиологии и этологии животных**: учебное пособие /Ипполитова, Т.В., Максимов, В.И., Ткаченко, Т.Е., Вальциферова, С.В., Фомина, В.Д., Ветрова, Л.Ю., Любимов, В.Е., Мусиенко, П.М., Хомутинникова, Ю.А., Николаева, Э.Б. – М.: ФГОУ ВПО МГАВМиБ, 2009. – 119 с.

3. **Физиология и этология животных**: Учебник / Лысов, В.Ф. [и др.] – М.: КолосС, 2004. – 568 с. (Учебники и учебные пособия для студентов высших учебных заведений по специальностям «Ветеринария» и «Зоотехния»).

4. **Физиология и этология сельскохозяйственных птиц**: Учебник / Гудин, В.А. [и др.] / Под ред. В.И. Максимова. – СПб.: Изд-во «Лань», 2010. – 336 с.

5. **Этология животных**: Учебник / Лысов, В.Ф. [и др.] / Под ред. В.И. Максимова. – М.: КолосС, 2010. – 296 с.

Дополнительная

1. **Базанова, И.У.** Физиология с/х животных / Базанова, У.И. [и др.]. – М.: Колос, 1991. - 378 с.

2. **Битюков, И.П.** Практикум по физиологии с/х животных / Битюков, И.П. [и др.] - М.: Агропромиздат, 1990. - 123 с.

3. **Георгиевский, В.И.** Физиология с/х животных:учебник / Георгиевский, В.И. - М.: Агропромиздат, 1990. - 510 с.

4. **Грачев, И.И., Галинцев В.П.** Физиология лактации с/х животных: учебник / Грачев, И.И., Галинцев, В.П. - М.: Колос, 1974. - 477 с.

5. **Костин, А.П.** Физиология с/х животных: учебник/ Костин, А.П. [и др.]. - М.: Колос, 1993. - 386 с.

6. **Новицкий, Б.Б.** Поведение с/х животных: учебник / Новицкий, Б.Б. – М.: Колос, 1981.

7. **Руководство по физиологии**: Физиология с/х животных. – М. Наука, 1978.

8. **Сысоев, А.А.** Физиология с/х животных (в рисунках и системах): атлас/ Сысоев, А.А. - М.: Колос, 1974. - 147 с.

9. **Шмидт–Нельсон, К.** Физиология животных: учебник / Т.1 и 2 / Шмидт–Нельсон, К. – М.: Мир, 1982. - 389 с.

Лекция 4

ФИЗИОЛОГИЯ ДЫХАНИЯ

4.1 Внешнее дыхание. Структурно-функциональная организация дыхательной системы

Дыхание – это совокупность процессов, обеспечивающих поступление в организм кислорода, использование его для окисления органических веществ с высвобождением энергии и выделением углекислого газа в окружающую среду. Процесс аэробного окисления является главным механизмом, обеспечивающим освобождение энергии в организме.

Различают пять основных этапов дыхания:

1. Вентиляция легких - газообмен между легкими и окружающей средой;
2. Газообмен между кровью и газовой смесью, находящейся в альвеолах;
3. Транспорт газов кровью - кислорода от легких к тканям, и двуокиси углерода от тканей к легким;
4. Газообмен между кровью и тканями организма – кислород поступает к тканям, а углекислый газ из тканей в кровь;
5. Внутренне (тканевое) дыхание - потребление кислорода тканями и выделение углекислого газа.

Совокупность первого и второго этапов дыхания – это ***внешнее дыхание***, которое обеспечивает газообмен между окружающей средой и кровью. Оно осуществляется с помощью внешнего звена системы дыхания. Прочие этапы дыхания осуществляются посредством внутреннего звена системы дыхания, которые обеспечивают ***тканевое дыхание.***

Функции легких. Легкие выполняют газообменную и негазообменные функции.

Газообменная функция является главной. Структурно-функциональной единицей легкого является альвеола. Диаметр альвеол составляет 0,3…0,4мм. Суммарная площадь всех альвеол достигает 80…120м^2, их число – около 300…550млн. Совокупность альвеолярных ходов и мешочков, несущих на себе альвеолы, где происходит газообмен между альвеолярным воздухом и кровью, называют дыхательной зоной.

***Негазообменные функции легких*:**

1. Участвуют в процессах выделения, причем газообменная функция является также и выделительной (CO_2, вода, ацетон, этанол, эфир, закись азота).
2. Инактивируют биологически активные вещества: 90-95% простогландинов, происходит превращение ангиотензина I в ангиотензин II под влиянием ангиотензиназы
3. Участвуют в выработке биологически активных веществ: гепарина, тромбоксана, простогландинов, тромбопластина, факторов свертывания крови VII и VIII, гистамина, серотонина, метилтрансферазы, моноаминоксидазы, гликозилтрансферазы.
4. Выполняют защитную функцию – являются барьером между внутренней и внешней средой организма, в них образуются антитела, осуществляется фагоцитоз, вырабатываются лизоцим, интерферон, лактоферрин, иммуноглобулины; в легочных капиллярах задерживаются и разрушаются микробы, агрегаты жировых клеток, тромбоэмболы.
5. Являются резервуаром воздуха для голосообразования.

Функция воздухоносных путей – газообменная и негазообменная.

Газообменная функция – доставка атмосферного воздуха в газообменную зону и проведение газовой смеси из легких в атмосферу. Воздухоносные пути начинаются с отверстий полостей носа и рта и включают носоглотку, гортань, трахею, бронхи, дыхательные бронхиолы.

Негазообменные функции воздухоносных путей осуществляются в основном слизистой оболочкой носа.

1. ***Очищение вдыхаемого воздуха от пылевых частиц*** осуществляется в преддверии полости носа и носовых ходах. Пыль смешивается с слизью и с помощью мерцательного эпителия продвигается к глотке и далее в пищеварительный тракт. ***Увлажнение вдыхаемого воздуха*** начинается еще в верхних дыхательных путях (в носовой полости).
2. ***Согревание воздуха*** – особое значение в согревании вдыхаемого воздуха имеет слизистая оболочка полости носа, которая богато снабжена капиллярами. Кроме этого согревание воздуха происходит за счет сужения носовых ходов. Если температура выше 37^{o}С, то воздух охлаждается до этой температуры.
3. Являются ***периферическим аппаратом генерации звуков***.
4. ***Терморегуляция*** организма за счет теплопродукции, теплоиспарения и конвекции.

Механизм акта вдоха и акта выдоха. Вдох происходит с помощью трех одновременно протекающих процессов: 1) расширения грудной клетки; 2) увеличения объёма легких; 3) поступления воздуха в легкие.

Расширение грудной клетки при вдохе обеспечивается сокращением ***инспираторных мышц*** – диафрагмы, наружных межреберных и межхрящевых. Грудная клетка при вдохе расширяется в трех направлениях. *В горизонтальном направлении* грудная клетка расширяется за счет сокращения диафрагмы – уплощения ее купола. *Во фронтальном направлении* грудная клетка расширяется благодаря некоторому разворачиванию ребер в стороны при движении их вверх. *В сагиттальном направлении* грудная клетка расширяется вследствие удаления концов ребер от грудины вперед при поднятии их в результате сокращения наружных межреберных и межхрящевых мышц. Вместе с расширением грудной клетки расширяются и легкие. При этом увеличивается их объём. Вследствие расширения легких увеличивается отрицательное давление в плевральной щели и давление в самих легких. Воздух начинается энергично двигаться через воздухоносные пути и заполнять легкие. Вслед за вдохом плавно начинается выдох.

Выдох осуществляется вследствие одновременно происходящих процессов: 1)сужения грудной клетки; 2) уменьшения объёма легких; 3) изгнания воздуха из легких. ***Экспираторными мышцами*** являются внутренние межреберные мышцы и мышцы брюшной стенки. Сужение грудной клетки обеспечивается эластической тягой легких и эластической тягой брюшной стенки.

Легочные объёмы и емкости. Объёмы вентиляции легких непосредственно зависят от глубины вдоха и выдоха и частоты дыхания. Вентиляция легких – это газообмен между атмосферным воздухом и легкими. Различают следующие объёмы и емкости, при этом под **емкостью** понимают совокупность нескольких объёмов.

1. ***Дыхательный объём (ДО)*** – это объём воздуха, который вдыхается и выдыхается при спокойном дыхании. Такое дыхание называется эйпное (хорошее дыхание, 500мл).
2. ***Резервный объём вдоха ($РО_{вдоха}$)*** – максимальный объём воздуха, который можно дополнительно вдохнуть после спокойного вдоха. 1,5…2,5 литра.
3. ***Резервный объём выдоха ($РО_{выдоха}$)*** – максимальный объём воздуха, который можно выдохнуть после спокойного выдоха. 1,0 … 1,5 литра.
4. ***Остаточный объём (ОО)*** – объём воздуха, остающийся в легких после максимального выдоха. 1,0…1.5 литра.
5. ***Минутный объём воздуха (МОВ)*** – это объём воздуха, проходящего через легкие за 1 минуту. Он составляет в покое 6…8 литров, частота дыхания 14…18 в минуту. При интенсивной мышечной нагрузке МОВ может составлять 100 литров.
6. ***Объем анатомического мертвого пространства (МП)*** – объём воздуха, который находится в альвеолах не участвующих в дыхании и в складках верхних дыхательных путей.

Типы дыхания. У животных различают три типа дыхания: реберный,или грудной,— при вдохе преобладает сокращение наружных межреберных мышц; диафрагмальный, или брюшной,— расширение грудной клетки происходит преимущественно за счет сокращения диафрагмы; реберно-брюшной — вдох

обеспечивается в равной степени межреберными мышцами, диафрагмой и брюшными мышцами. Последний тип дыхания свойственен сельскохозяйственным животным. Изменение типа дыхания может свидетельствовать о заболевании органов грудной или брюшной полости. Например, при заболевании органов брюшной полости преобладает реберный тип дыхания, так как животное оберегает больные органы.

4.2 Газообмен между альвеолами и кровью

Обмен газов между кровью и альвеолами осуществляется с помощью диффузии: CO_2 выделяется из крови в альвеолы, O_2 поступает из альвеолы в венозную кровь. При этом венозная кровь превращается в артериальную, насыщенную O_2 и обедненную CO_2.

Движущей силой, обеспечивающей газообмен в альвеолах, является градиент парциального давления газов – разность парциальных давлений кислорода и углекислого газа в альвеолярной смеси газов и напряжений этих газов в крови.

1. На скорость диффузии влияют свойства самого газа. Углекислый газ диффундирует в альвеолы в 20…30 раз быстрее, чем кислород.
2. Большая скорость диффузии газов через тонкую легочную мембрану.
3. Большая поверхность контакта легочных капилляров и альвеол (80…120 $м^2$). Каждый капилляр контактирует с 5…7 альвеолами.

Роль крови в газообмене. Газы транспортируются кровью, главным образом, в виде химической связи, и лишь незначительная часть – в виде физического растворения.

Транспорт кислорода. В условиях нормального дыхания практически весь кислород переносится кровью в виде химического соединения с гемоглобином. Гемоглобин – кровяной фермент эритроцитов, обладающий свойством присоединять кислород, когда кровь находится в легких, и отдавать кислород, когда кровь проходит по капиллярам всех органов и тканей организма. Кислород образует обратимую связь с гемом (***оксигенация***), причем валентность железа не изменяется. При этом восстановленный гемоглобин становиться оксигенированным. Каждый гем присоединяет одну молекулу кислорода, поэтому одна молекула гемоглобина максимально связывает 4 молекулы кислорода. Количество кислорода, которое может быть связано в 1 литре крови составляет ***кислородную емкость крови***. При присоединении кислорода к гемоглобину образуется ***оксигемоглобин***

Таким образом, свойства гемоглобина как переносчика кислорода следующие: во-первых, он обладает большим сродством к кислороду и быстро соединяется с ним при увеличении парциального давления кислорода, не изменяя валентности железа; во-вторых, он легко отдает кислород при уменьшении парциального давления последнего.

Некоторую роль в обеспечении мышц кислородом играет также ***миоглобин***. Сродство миоглобина к кислороду больше, чем у гемоглобина. Сродство миоглобина к СО меньше, чем у гемоглобина. Миоглобин труднее отдает кислород. Поэтому он является своеобразным депо для кислорода. Запас кислорода в миоглобине составляет 14% от общего количества O_2, содержащегося в организме. В условиях гипоксии кислород миоглобина освобождается.

Транспорт углекислого газа. Углекислый газ переносится плазмой и эритроцитами с помощью различных соединений.

Большая часть CO_2, транспортируется плазмой крови, причем около 60% всего CO_2 плазмы находится в виде бикарбоната натрия (48%), то есть в виде химической связи, остальная часть находится в виде физически растворенного (5…10%) и в виде угольной кислоты (5…15%).

Углекислый газ, образующийся в организме, выделяется в основном через легкие (98%), и только 0,5% - через почки, и 2% - через кожу в виде бикарбонатов.

Некоторое увеличение содержания CO_2 в крови оказывает благоприятное влияние на организм: увеличивает кровоснабжение мозга и миокарда, стимулирует процессы биосинтеза и регенерацию поврежденных тканей.

4.3. Регуляция дыхания

Дыхательным центром называется совокупность нервных клеток, расположенных в разных отделах ЦНС и обеспечивающих координированную ритмическую деятельность дыхательных мышц в целях приспособления дыхания к изменениям внешней и внутренней среды организма. Дыхательный центр головного мозга представлен инспираторным центром, экспираторным центром и пневмотаксическим центром. Центры вдоха и выдоха расположены в продолговатом мозге, пневмотаксический центр – в верхней части варолиевого моста. Клетки пневмотаксического центра во время выдоха вызывают возбуждение центра выдоха и тем самым обеспечивают ритмическое чередование актов вдоха и выдоха. Нервные импульсы, возникающие в дыхательном центре продолговатого мозга, поступают к подчиненным двигательным центрам спинного мозга или двигательным центрам блуждающих и лицевых нервов. Главным фактором, определяющим уровень дыхательных движений, является концентрация CO_2 в крови. Повышение его содержания увеличивает возбудимость структур дыхательного и пневмотаксического центров, в результате чего усиливается и учащается дыхание.

В регуляции дыхания определенную роль играет раздражение рецепторов легких, принимающих участие в рефлекторной ***саморегуляции*** дыхательного ритма. При акте вдоха в рецепторах, расположенных в стенках альвеол, возникают распространяющиеся по блуждающему нерву нервные импульсы, которые рефлекторно тормозят вдох и стимулируют выдох. При резком выдохе возникают импульсы, поступающие в дыхательный центр и рефлекторно стимулирующие вдох. Кроме возбуждения легочных рецепторов дыхательные движения вызываются возбуждением проприорецепторов дыхательных мышц. В то время как легочные рецепторы растяжения оказывают через бульбарный дыхательный центр тормозное влияние на мышцы вдоха, рецепторы растяжения дыхательных мышц стимулируют акт выдоха через соответствующие спинальные центры межреберных мышц и диафрагмы. ***Важная роль в регуляции дыхания принадлежит коре больших полушарий***, которая расширяет диапазон сигнальных раздражителей, требующих соответствующего изменения дыхания организма. Некоторые ***гормоны*** (адреналин, прогестерон при беременности) усиливают дыхание.

Дыхание при различных условиях

Дыхание при изменении атмосферного давления. Понижение атмосферного давления на высотах 2500…3000 м ведет к снижению парциального давления кислорода в альвеолярном воздухе до 55…60мм.рт.ст. При дальнейшем подъеме в горы парциальное давление еще больше снижается, соответственно падает и насыщение крови кислородом (гипоксемия), и наступает недостаточное снабжение тканей кислородом (гипоксия) ; последнее обусловлено недостаточным поступлением кислорода из альвеолярного воздуха в кровь.

Дыхание при повышенном барометрическом давлении. При спуске в глубину (работа в кессонах, опускание водолазов и др.) давление воздуха может достигать 8…10атм, в таких случаях азот воздуха поступает в кровь (растворяется) в количестве, пропорциональном давлению. При быстром переходе от высокого давления к низкому азот быстро выделяется из крови, образуя в ней пузырьки, которые могут закупорить кровеносные сосуды (воздушная эмболия). При закупорке сосудов сердца или мозга наступают тяжелые расстройства; возможна даже смерть. Поэтому изменять давление нужно медленно. В таких случаях азот будет постепенно выделяться из крови в воздух легких.

Дыхания при мышечной работе. Во время интенсивной физической работы

вентиляция легких значительно усиливается, частота дыхания нарастает. Эти изменения могут возникнуть рефлекторно даже перед началом работы, но они выражены слабо. В начале напряженной работы мышц количество кислорода оказывается недостаточным для полного удовлетворения возросших потребностей в нем. Вследствие этого образующаяся молочная кислота не может полностью окислиться до H_2O и CO_2, она быстро накапливается в мышцах и в значительном количестве поступает в кровь. Такое состояние называют *кислородной задолженностью.* Накопившаяся в мышцах молочная кислота (до 100…200 мг% вместо 15…24 в норме) быстро вытесняет угольную кислоту из ее связи с ионами натрия и калия, вследствие чего увеличивается напряжение двуокиси углерода в крови и возбуждается дыхательный центр. При быстром беге у нетренированных лошадей наступает сильная одышка с хрипами, резко учащается сердцебиение (до 230 ударов в 1 мин), повышается кровяное давление.

Вопросы для самоконтроля

1) Основные этапы дыхания.
2) Функции легких.
3) Механизм вдоха и выдоха
4) Жизненная емкость легких и ее компоненты.
5) Газообмен в легких.
6) Транспорт газов кровью.
7) Регуляция дыхания.
8). Дыхание при необычных условиях

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. **Практикум по физиологии животных**: Учебное пособие /Лысов, В.Ф., Ипполитова, Т.В., Максимов, В.И., Шевелев, Н.С. / Под ред. Максимова, В.И. – М.: КолосС, 2010. – 303 с.
2. **Сборник заданий к лабораторному практикуму по физиологии и этологии животных**: учебное пособие /Ипполитова, Т.В., Максимов, В.И., Ткаченко, Т.Е., Вальциферова, С.В., Фомина, В.Д., Ветрова, Л.Ю., Любимов, В.Е., Мусиенко, П.М., Хомутинникова, Ю.А., Николаева, Э.Б. – М.: ФГОУ ВПО МГАВМиБ, 2009. – 119 с.
3. **Физиология и этология животных**: Учебник / Лысов, В.Ф. [и др.] – М.: КолосС, 2004. – 568 с. (Учебники и учебные пособия для студентов высших учебных заведений по специальностям «Ветеринария» и «Зоотехния»).
4. **Физиология и этология сельскохозяйственных птиц**: Учебник / Гудин, В.А. [и др.] / Под ред. В.И. Максимова. – СПб.: Изд-во «Лань», 2010. – 336 с.
5. **Этология животных**: Учебник / Лысов, В.Ф. [и др.] / Под ред. В.И. Максимова. – М.: КолосС, 2010. – 296 с.

Дополнительная

1. **Базанова, И.У.** Физиология с/х животных / Базанова, У.И. [и др.]. – М.: Колос, 1991. - 378 с.
2. **Битюков, И.П.** Практикум по физиологии с/х животных / Битюков, И.П. [и др.] - М.: Агропромиздат, 1990. - 123 с.
3. **Георгиевский, В.И.** Физиология с/х животных:учебник / Георгиевский, В.И. - М.: Агропромиздат, 1990. - 510 с.
4. **Грачев, И.И., Галинцев В.П.** Физиология лактации с/х животных: учебник / Грачев, И.И., Галинцев, В.П. - М.: Колос, 1974. - 477 с.
5. **Костин, А.П.** Физиология с/х животных: учебник/ Костин, А.П. [и др.]. - М.: Колос, 1993. - 386 с.
6. **Новицкий, Б.Б.** Поведение с/х животных: учебник / Новицкий, Б.Б. – М.: Колос, 1981.
7. **Руководство по физиологии**: Физиология с/х животных. – М. Наука, 1978.

8. **Сысоев, А.А.** Физиология с/х животных (в рисунках и системах): атлас/ Сысоев, А.А. - М.: Колос, 1974. - 147 с.

9. **Шмидт–Нельсон, К.** Физиология животных: учебник / Т.1 и 2 / Шмидт–Нельсон, К. – М.: Мир, 1982. - 389 с.

Лекция 5

ФИЗИОЛОГИЯ ПИЩЕВАРЕНИЯ

5.1. Основные функции пищеварения и механизм их регуляции

Пищеварение - совокупность физиологических процессов, обеспечивающих физическую и химическую обработку пищи в пищеварительном тракте, в результате чего образуются питательные вещества, которые всасываются в кровь и лимфу.

Значение пищеварения сводится к обеспечению клеток и тканей организма питательными веществами. К питательным веществам относятся продукты расщепления белков, жиров и углеводов, а также вода, минеральные соли и витамины.

Пищеварительные функции системы пищенварения.

1. Секреторная функция обеспечивает синтез секреторными клетками пищеварительных соков из веществ, поступающих в клетки, и выделение их в полость пищеварительного тракта.
2. Моторная функция обеспечивает изменение агрегатного состояния пищи – ее измельчение, перемешивание с пищеварительными секретами и перемешивание содержимого в дистальном направлении.
3. Всасывание обеспечивает транспорт продуктов гидролиза пищевых веществ, воды, солей и витаминов из полости пищеварительного тракта через слизистую оболочку в кровь и лимфу.
4. Сенсорная функция заключается в восприятии рецепторами пищеварительного тракта физических и химических параметров поступившей в организм пищи и ее изменений в процессе пищеварения с последующей передачей информации в пищевой центр.
5. Гидролитическая функция заключается в обеспечении расщепления сложных веществ на мономеры.

Не пищеварительные функции системы пищеварения.

1. Защитная функция осуществляется с помощью специфических и неспецифических механизмов защиты. Неспецифические механизмы защиты обеспечиваются: 1) бактерицидным и бактериостатическим действием пищеварительных соков; 2) способностью слизистых оболочек пищеварительного тракта препятствовать проникновению во внутреннюю среду организма бактерий, не переваренных пищевых веществ; 3) фагоцитарной активностью лейкоцитов.
2. Метаболическая функция заключается в кругообороте эндогенных веществ между кровью и пищеварительным трактом, обеспечивающем возможность их повторного использования в процессах обмена веществ или пищеварительной деятельности.
3. Экскреторная функция обеспечивает выведение из крови с секретами желез в полость пищеварительного тракта продуктов обмена и различных чужеродных веществ, поступивших в кровоток.
4. Эндокринную функцию пищеварительной системы выполняют поджелудочная железа и специфические клетки диффузной эндокринной системы желудочно-кишечного тракта. Они вырабатывают гастроинтестинальные гормоны, которые оказывают регулирующее влияние на пищеварительную и другие системы организма.

Химическая переработка пищи. Процессы химической переработки пищи обеспечиваются тремя основными ферментными системами: 1) протеолитической, расщепляющей белки; 2) амилолитической, расщепляющей углеводы; 3) липолитической, расщепляющей жиры. ***Ферменты*** – вещества белковой природы, содержащиеся в пищеварительных соках, образуемых железами внешней секреции.

Протеолитические ферменты – протеазы – ферменты, расщепляющие нативный белок или высокомолекулярные белковые структуры. К ним относятся пепсин, трипсин и

катепсины. Эти ферменты отличаются друг от друга оптимумом реакции среды: для пепсина – оптимальная кислая реакция среды, рН = 1,5…2,1; для катепсинов рН = 4,0…7,0; для трипсина рН = 8,0…10,0. Пепсин и трипсин ферменты внеклеточного действия – содержатся в секрете специализированных клеток пищеварительных желез. В зависимости от сложности субстрата, на который действуют протеолитические ферменты, различают ***полипептидазы***, действующие на высокомолекулярные белковые структуры – полипептиды; ***дипептидазы***, расщепляющие промежуточные продукты гидролиза белков до аминокислот.

Амилолитические ферменты содержатся в секрете слюнных желез, слизистой оболочке кишечника и в соке поджелудочной железы. К амилолитическим ферментам относятся ά–глюкозидаза и β-галактозидаза (фермент, вырабатываемый железистыми клетками кишечника и имеющий оптимум реакции при рН = 5,4…6,0), ά- и β-амилаза – фермент секрета слюнных желез и сока поджелудочной железы, характеризуемый оптимумом при рН 6,8.

Липолитические ферменты (липаза желудочного сока, липаза поджелудочной железы, липаза кишечного сока) расщепляют нейтральные жиры пищи на глицерин и жирные кислоты.

Для всех ферментных систем характерна многократность, последовательность их действия на пищевые продукты по ходу пищеварительного тракта. Это обеспечивает полноту расщепления белков, жиров и углеводов на элементарные структуры, из которых впоследствии организм синтезирует специфические для него вещества.

Типы пищеварения. В зависимости от происхождения гидролаз различают три типа пищеварения: аутолитическое, симбионтное и собственное.

1. **Аутолитическое пищеварение** осуществляется гидролитическими ферментами, поступающими в пищеварительный тракт в составе пищевых продуктов. Наиболее активен этот тип пищеварения на ранних этапах постнатального онтогенеза, когда недостаточно развито собственное пищеварение. В период молочного вскармливания аутолитический тип пищеварения обеспечивает у новорожденного створаживание материнского молока и гидролиз его компонентов за счет содержащихся в нем ферментов.

2. **Симбионтное пищеварение** реализуется благодаря действию гидролаз, синтезируемых симбионтами организма, - бактериями и простейшими толстой кишки. У человека переваривание клетчатки и растительных белков в толстом кишечнике происходит под влиянием ферментов микрофлоры.

3. **В процессе собственного пищеварения** организм использует для гидролиза пищевых веществ собственные ферменты, которые синтезируются пищеварительными железами. В зависимости от локализации гидролитического процесса выделяют два типа собственного пищеварения: внутриклеточное и внеклеточное.

Сущность **внутриклеточного пищеварения** сводится к гидролизу мельчайших пищевых частиц, которые поступили в клетку путем эндоцитоза, при действии на них лизосомальных ферментов, а также в цитозоле или в вакуоли. Внутриклеточное пищеварение играет большую роль на раннем этапе постнатального онтогенеза.

Внеклеточное пищеварение имеет ведущее значение и обеспечивается ферментами, находящимися во внеклеточной среде. Внеклеточное пищеварение подразделяют на полостное и пристеночное.

Полостное пищеварение обеспечивает гидролиз пищевых веществ ферментами слюны, желудочного, поджелудочного и кишечного соков в полостях пищеварительного тракта. В результате полостного пищеварения образуются олигомеры.

Пристеночное пищеварение происходит на огромной поверхности тонкой кишки, образованной складками, ворсинками, криптами и микроворсинками слизистой оболочки. Пристеночное пищеварение осуществляется за счет гидролитических ферментов, которые синтезируются клетками кишечника.

5.2. Регуляция деятельности пищеварительной системы

Основным факторам, запускающим деятельность пищеварительной системы, является прием пищи. Прием пищи оказывает пусковое влияние. Начинается интенсивная, но непродолжительная секреция пищеварительных желез проксимального отдела пищеварительного тракта. При этом наблюдается пищевая релаксация желудка, кратковременное снижение моторной активности начальных участков тонкой кишки. Такие изменения секреции и моторики характерны для рефлекторного воздействия на систему пищеварения. В дальнейшем интенсивность и характер секреции и моторики органов пищеварения изменяются за счет действия нервных и гуморальных влияний по принципу обратной связи, которая формируется на основе рецепции содержимого пищеварительного тракта: объема пищи, её консистенции, величины внутриполостного давления, наличия недостаточно измельченных кусочков, pH, концентрации промежуточных и конечных продуктов гидролиза, температуры, осмотического давления, количества пищеварительных ферментов.

Нервная регуляция секреции и моторики осуществляется с помощью центральных, периферических и местных рефлексов. Влияние экстраорганных нервов наиболее выражено в начальном отделе пищеварительного тракта. Оно постепенно снижается в дистальном направлении. Интраорганная нервная система, напротив, повышает свою деятельность в этом направлении.

Гуморальная регуляция наиболее ярко выражена в средней части пищеварительной системы. Здесь активно работает диффузная эндокринная система, которая представляет собой совокупность рассеянных в слизистой оболочке желудочно -кишечного тракта и в поджелудочной железе специализированных эндокринных клеток, которые вырабатывают биологически активные вещества. Продукты деятельности этой системы называют ***пептид - гормонами***. Эти гормоны высвобождаются под влиянием блуждающего нерва, а также при механическом и химическом воздействии пищи. Особенностью пептид-гормонов является способность одного и того же гормона по-разному влиять на моторику или секрецию разных отделов пищеварительного тракта.

Пищеварительные железы секретируют пищеварительные ферменты в процессе двух фаз. Первая фаза называется сложнорефлекторной – она реализуется с помощью совокупности условных и безусловных сокоотделительных рефлексов. Во вторую фазу – нейрогуморальную - секреция осуществляется посредством совокупности безусловных сокоотделительных рефлексов и гуморальных веществ. Пищеварительные железы адаптируются к различным пищевым веществам и пищевым рационам. Различают быструю и медленную адаптацию Быстрая адаптация состоит в приспособлении секреции ферментов и электролитов к определенному виду пищи. Медленная адаптация деятельности пищеварительных желез заключается в постепенном и фиксируемом на значительное время приспособлении секреции к длительным рационам питания.

5.3. Физиологические основы голода и насыщения

Голод и насыщение представляют собой крайние состояния в ряду явлений между возникновением пищевой потребности и ее удовлетворением.

Состояние голода возникает на определённой стадии расхода питательных веществ в организме. Его определяют два фактора: эвакуация химуса из желудка и тонкой кишки (сенсорная стадия) и снижение уровня питательных веществ в крови (возникновение «головной крови»), в том числе и в результате перехода веществ из крови в пищевые депо (метаболическая стадия).

Сенсорная стадия состояния голода формируется под влиянием нервных импульсов, поступающих в пищевой центр от механорецепторов пустого желудка и

двенадцатиперстной кишки. В этот период возникает ощущение голода еще при наличии в крови достаточного количества питательных веществ.

Метаболическая стадия состояния голода начинается с момента снижения питательных веществ в крови. «Голодная кровь» действует на пищевой центр латерального гипоталамуса двумя путями: 1) рефлекторно – через раздражение хеморецепторов сосудистого русла; 2) непосредственно – через раздражение центральных глюкорецепторов латерального гипоталамуса.

Латеральные ядра гипоталамуса являются центром голода. Именно здесь происходит трансформация гуморальной пищевой потребности в системное пищевое мотивационное возбуждение мозга (пищевую мотивацию). Возбуждение из латерального гипоталамуса распространяется сначала на лимбические и ретикулярные структуры мозга, а затем на передние отделы коры больших полушарий. Таким образом, формируется поисковое и пищедобывательное поведение.

Состояние насыщения. Во время приема пищи афферентные возбуждения от языка, глотки, пищевода и желудка поступают в центр насыщения, который располагается в вентромедиальном гипоталамусе. Он тормозит деятельность центра голода, что приводит к снижению ощущения голода. Это ***стадия сенсорного насыщения***, которая сопровождается положительной эмоцией. Механизм сенсорного насыщения позволяет оценить количество и качество пищи, а также вовремя «оборвать» чувство голода и прекратить прием пищи задолго до того, как в пищеварительном тракте произойдет образование и всасывание питательных веществ, тем самым регулируется поступление оптимального количества пищи. ***Стадия истинного насыщения*** наступает через 1,5…2 часа с момента приема пищи, когда в кровь начинают поступать питательные вещества.

Вопросы для самоконтроля

1) Роль пищеварения.
2) Основные функции пищеварительного аппарата.
3) Типы пищеварения.
4) Принципы регуляции процессов пищеварения.
5) Голод и насыщение.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. **Практикум по физиологии животных**: Учебное пособие /Лысов, В.Ф., Ипполитова, Т.В., Максимов, В.И., Шевелев, Н.С. / Под ред. Максимова, В.И. – М.: КолосС, 2010. – 303 с.

2. **Сборник заданий к лабораторному практикуму по физиологии и этологии животных**: учебное пособие /Ипполитова, Т.В., Максимов, В.И., Ткаченко, Т.Е., Вальциферова, С.В., Фомина, В.Д., Ветрова, Л.Ю., Любимов, В.Е., Мусиенко, П.М., Хомутинникова, Ю.А., Николаева, Э.Б. – М.: ФГОУ ВПО МГАВМиБ, 2009. – 119 с.

3. **Физиология и этология животных**: Учебник / Лысов, В.Ф. [и др.] – М.: КолосС, 2004. – 568 с. (Учебники и учебные пособия для студентов высших учебных заведений по специальностям «Ветеринария» и «Зоотехния»).

4. **Физиология и этология сельскохозяйственных птиц**: Учебник / Гудин, В.А. [и др.] / Под ред. В.И. Максимова. – СПб.: Изд-во «Лань», 2010. – 336 с.

5. **Этология животных**: Учебник / Лысов, В.Ф. [и др.] / Под ред. В.И. Максимова. – М.: КолосС, 2010. – 296 с.

Дополнительная

1. **Базанова, И.У.** Физиология с/х животных / Базанова, У.И. [и др.]. – М.: Колос, 1991. - 378 с.

2. **Битюков, И.П.** Практикум по физиологии с/х животных / Битюков, И.П. [и др.] - М.: Агропромиздат, 1990. - 123 с.

3. **Георгиевский, В.И.** Физиология с/х животных:учебник / Георгиевский, В.И. - М.: Агропромиздат, 1990. - 510 с.

4. **Грачев, И.И., Галинцев В.П.** Физиология лактации с/х животных: учебник / Грачев, И.И., Галинцев, В.П. - М.: Колос, 1974. - 477 с.

5. **Костин, А.П.** Физиология с/х животных: учебник/ Костин, А.П. [и др.]. - М.: Колос, 1993. - 386 с.

6. **Новицкий, Б.Б.** Поведение с/х животных: учебник / Новицкий, Б.Б. – М.: Колос, 1981.

7. **Руководство по физиологии**: Физиология с/х животных. – М. Наука, 1978.

8. **Сысоев, А.А.** Физиология с/х животных (в рисунках и системах): атлас/ Сысоев, А.А. - М.: Колос, 1974. - 147 с.

9. **Шмидт–Нельсон, К.** Физиология животных: учебник / Т.1 и 2 / Шмидт–Нельсон, К. – М.: Мир, 1982. - 389 с.

Лекция 6

ПИЩЕВАРЕНИЕ В РАЗЛИЧНЫХ ОТДЕЛАХ ПИЩЕВАРИТЕЛЬНОГО ТРАКТА

6.1. Пищеварение в ротовой полости

Прием и начальную механическую и химическую обработку пищи, а также анализ ее свойств обеспечивает ротовой отдел пищеварительного тракта.

Жевание – строго координированный двигательный акт, обеспечивающий согласованные ритмические сокращения мышц языка, мимических мышц и жевательных мышц, которые приводят в движение нижнюю челюсть. Во время жевания происходит измельчение пищи, смачивание ее слюной, частичная химическая обработка и формирование пищевого комка.

Химическая обработка пищи в полости рта. Несмотря на не продолжительное пребывание пищи в ротовой полости (15…18 секунд) начальные процессы гидролитического расщепления происходят уже в этом отделе благодаря ферментам слюны. Основными железами слизистой оболочки полости рта являются парные околоушные, подчелюстные и подъязычные железы. Кроме этих крупных желез в полость рта поступает секрет многочисленных мелких слюнных желез, расположенных на слизистой оболочке внутренней поверхности щек.

Клетки околоушных желез отделяют серозный секрет. Подчелюстные и подъязычные железы выделяют смешанный секрет: серозный и слизистый. В ротовой полости содержится смешанная слюна.

Смешанная слюна представляет собой вязкую, опалесцирующую, слегка мутноватую жидкость с относительной плотностью 1,001…1,017 и вязкостью 1,10…1,30, pH смешанной слюны колеблется в пределах 5,8….7,36. Слюна содержит 99,4…99,5 % воды и 0,5…0,6 % сухого остатка. К органическим веществам сухого остатка слюны относятся белки (альбумины, глобулины, ферменты), аминокислоты, азотсодержащие соединения небелковой природы (мочевина, аммиак, креатинин, креатин, мочевая кислота), мукополисахариды. Слюна содержит карбогидразы - ά-амилазу и ά–глюкозидазу (мальтазу). Амилаза максимальна активна при pH = 6,9. Она расщепляет крахмал до мальтозы и глюкозы. Мальтаза расщепляет мальтозу и сахарозу до моносахаридов. Мукополисахарид лизоцим обладает бактерицидной активностью и участвует в дезинфекции полости рта.

Качество и количество секрета, выделяемого слюнными железами, зависит от характера и состава пищи, чем меньше воды содержится в пище, тем больше слюны выделяется; при попадании в ротовую полость отвергаемых веществ количество слюны увеличивается.

Регуляция слюноотделения осуществляется нервно-рефлекторным путем и нейрогуморальным. При раздражении полости рта рецепторы посылают импульсы по волокнам тройничного, языкоглоточного и блуждающего нервов. Слюна может отделиться и при раздражении носовой полости, так она иннервируется тройничным нервом. Далее импульсы поступают в продолговатый мозг в центр слюноотделения (безусловный рефлекс), и далее в кору больших полушарий (условный рефлекс). Кроме этого слюноотделение регулируется симпатическими и парасимпатическими нервами, причем «симпатическая» слюна густая и вязкая, а «парасимпатическая» - жидкая.

Акт глотания. Глотание – строго координированный двигательный акт, который обеспечивает согласованные последовательные сокращения мышц ротоглоточной области, гортани и пищевода, благодаря которым пищевой комок переходит из ротовой полости в желудок. Акт глотания делится на три фазы: ротовую (произвольную), глоточную (быструю непроизвольную) и пищеводную (медленную непроизвольную).

6.2. Общие закономерности пищеварения в желудке

Вне пищеварения желудок находится в спавшемся состоянии, а его узкая полость заполнена небольшим количеством желудочного сока основной, нейтральной или слабокислой реакции. В зависимости от химического состава и количества принятой пищи она может задерживаться в желудке от 3 до 10 часов. Желудок хранит, сортирует, смешивает, размельчает, растворяет, приводит в полужидкое состояние, согревает, переваривает и продвигает пищевое содержимое в дистальном направлении.

Желудочный сок образуется в результате секреторной деятельности железистого аппарата фундального и пилорического отделов желудка.

Зона кардиальных желез представляет узкую полосу слизистой оболочки, расположенную между нижним концом пищевода и дном желудка. Кардиальные железы выделяют вязкий мукоидный секрет, облегчающий переход пищевого комка из пищевода в желудок и защищающий слизистую оболочку от повреждений.

Секреторные зоны дна, тела и малой кривизны составляют фундальный отдел желудка, в котором располагаются фундальные железы. Фундальные железы содержат клетки трех типов: 1) главные, вырабатывающие комплекс протеолитических ферментов (пепсинов); 2) обкладочные (париетальные), секретирующие соляную кислоту, и 3) добавочные (мукоидные) клетки, продуцирующие мукоидный секрет и бикарбонаты.

Зона интермедиарных желез занимает узкую полосу слизистой оболочки между телом и антральным отделом желудка. Интермедиарные железы состоят из тех же клеток, что и фундальные железы. Однако, в них преобладают добавочные клетки и уменьшается количество пепсиновых клеток.

Антральная (пилорическая) зона желудка занимает область привратника. В ее слизистой оболочке расположены пилорические железы, которые вырабатывают вязкий мукоидный секрет щелочной реакции (pH = 7,8…8,4), обладающий слабо выраженной протеолитической активностью.

Состав и свойства желудочного сока. Чистый желудочный сок представляет собой бесцветную прозрачную жидкость с удельным весом 1,002…1,007. Он имеет резко кислую реакцию (pH = 1,5…2.1). Он состоит из воды (99…99,5 %) и плотных веществ (1…0,5 %). Плотный остаток представлен органическими и неорганическими веществами.

Основным неорганическим компонентом желудочного сока является соляная кислота в свободном и связанном с протеинами состоянии. Кроме этого в желудочном соке присутствуют хлориды, фосфаты, сульфаты, гидрокарбонаты, магний и кальций.

Органическими компонентами желудочного сока являются мукоиды, белки и азотсодержащие вещества небелковой природы (мочевина, креатинин, мочевая кислота).

Ферменты желудочного сока. Ферментативная система желудочного сока образована протеазами и липазми. ***Пепсиногены*** активируются под влиянием соляной кислоты, которая превращает их в пепсины. Пепсины – первые протеолитические ферменты пищеварительной трубки. Поэтому основным ферментативным процессом в желудке является начальный гидролиз белков до стадии полипептидов (альбумозов и пептонов). ***Реннин*** – сычужный фермент – действует на белки молока и приводит к створаживанию казеина.

Липаза желудочного сока оказывает слабый гидролизующий эффект на жиры. В основном её действие проявляется только на липидах молока.

Соляная кислота желудочного сока образуется обкладочными клетками. Соляная кислота активирует пепсиногены и создает в желудке кислую среду. Она вызывает денатурацию белка и его набухание, обеспечивает антибактериальное действие желудочного сока, участвует в регуляции секреторной деятельности пищеварительных желез, определяет продолжительность и интенсивность моторно-эвакуаторной деятельности желудка.

Муцин – желудочная слизь - представляет собой сложную динамическую систему коллоидных растворов высокомолекулярных биополимеров. Желудочная слизь существует в двух видах: нерастворимая и растворенная. Муцин выполняет защитную функцию и кроветворную. ***Защитная функция*** заключается в образовании слизистого барьера, который покрывает внутреннюю поверхность желудка и предотвращает самопереваривание слизистой оболочки.

Регуляция желудочной секреции. Отделение кислого желудочного сока начинается через 5…10 минут от момента приема пищи, продолжается в течение нескольких часов после прекращения акта еды и зависит от вида и количества принятой пищи. Вне пищеварения железы желудка выделяют небольшое количество желудочного сока преимущественно щелочной или нейтральной реакции. В желудочной секреции выделяют две последовательные стадии: сложнорефлекторную и нервно-гуморальную. Первая стадия имеет сложную природу, обусловленную безусловно-рефлекторным и условно-рефлекторным механизмом стимуляции железистых клеток желудка под влиянием раздражения периферических рецепторов (вкусовых, тактильных и температурныхВторая стадия секреции – нервно-гуморальная – имеет желудочную и кишечную природу. В желудке под действием ацетилхолина высвобождается гастрин, который через кровь действует на обкладочные клетки, вызывая активацию секреции соляной кислоты. Гистамин, который продуцируется в фундальном отделе самого желудка, непосредственно стимулирует секрецию соляной кислоты. Поступление пищи в двенадцатиперстную кишку оказывает стимулирующее влияние на желудочную секрецию

Моторная активность желудка. Моторная функция желудка обеспечивается продольной и кольцевой мускулатурой стенок. Её роль заключается в перемешивании содержимого желудка и передвижении пищи из желудка в двенадцатиперстную кишку. Поступление пищевого комка в полость желудка вызывает перистальтические движения желудка с частотой 3…4 в минуту в направлении пилорического отдела. Переход пищи из полости желудка в полость двенадцатиперстной кишки осуществляется отдельными порциями. Прерывистый характер эвакуации пищевого комка из желудка связан с различиями реакции среды в желудке и двенадцатиперстной кишкеМоторная активность желудка регулируется блуждающим и симпатическим нервами: блуждающий нерв активизирует её, а симпатический чревной нерв подавляет.

Гуморальными возбудителями мускулатуры желудка являются гастрин, гистамин, мотилин, простогландины. Тормозной эффект оказывают адреналин, секретин и бульбогастрон.

6.3. Пищеварение в кишечнике

Пищеварение в тонком кишечнике. В кишечном отделе пищеварительной трубки завершается процесс гидролитического расщепления пищевых продуктов и осуществляется всасывание конечных продуктов гидролиза и формирование каловых масс. Кишечник имеет два отдела: тонкий и толстый кишечник. В тонком кишечнике выделяют двенадцатиперстную, тощую и подвздошную кишку.

В двенадцатиперстную кишку открываются протоки поджелудочной железы, выводной проток печени и желчного пузыря. В слизистой оболочке двенадцатиперстной кишки расположено большое количество бруннеровых и либеркюновых желез. В кишечном соке, который вырабатывают эти железы, содержится протеолитический, амилолитический и липолитический ферменты. Но их активность невелика. Более активными являются ферменты поджелудочной железы.

Поджелудочная железа выполняет в организме функцию внешней и внутренней секреции. Пищеварительная функция поджелудочной железы является функцией внешней секреции. Поджелудочный сок представляет собой бесцветную жидкость щелочной реакции. Сок представляет собой бесцветную прозрачную жидкость щелочной реакции

(pH = 7,5…8,8). Он содержит 98,7 % воды и сухой остаток в виде органических и неорганических веществ. Гидролитическая активность поджелудочной железы определяется наличием в нем трех групп ферментов: протеолитических (трипсин, химотрипсин), амилолитических (амилаза, мальтаза, галактозидаза) и липолитического (липаза).

Трипсин выделяется в неактивной форме в виде трипсиногена. Трипсиноген активируется и превращается в трипсин под действием другого фермента – энтерокиназы. Трипсин гидролизует белки, пептоны и альбумозы до дипептидов и аминокислот. Трипсин также является активатором химотрипсиногена и превращает его в химотрипсин. ***Химотрипсин*** оказывает аналогичный трипсину протеолитический эффект. Трипсин работает при pH=8,0-9,0.

Амилолитические ферменты поджелудочной железы вырабатываются в активной форме. ***Амилазы*** расщепляет углеводы до дисахаридов. ***Мальтаза*** расщепляет дисахарид мальтозу до глюкозы, ***лактаза*** расщепляет молочный сахар до моносахаридов.

Липолитический фермент активизируется солями желчных кислот. Липаза расщепляет нейтральный жир на молекулы глицерина и жирной кислоты.

Нервная регуляция секреции поджелудочной железы осуществляется блуждающим нервом, который стимулирует обогащение сока поджелудочной железы ферментами. Гуморальная регуляция осуществляется гормоном секретином, который через кровь стимулирует секрецию железы.

Желчь образуется в клетках печени – гепатоцитах. Дальнейшее созревание желчи происходит в желчных протоках. Желчь печеночная отличается от желчи, находящейся в желчном пузыре. Первая более жидкая, так в ней содержится больше воды и меньше электролитов. Специфическим компонентом желчи являются желчные кислоты, которые образуются в результате распада холестерина. Кроме этого в состав желчи входит билирубин, который возникает из крови при разрушении эритроцитов. Желчь обеспечивает смену желудочного пищеварения на кишечное, инактивируя пепсин, нейтрализуя соляную кислоту, усиливая активность ферментов поджелудочной железы, активируя липазу. Желчь облегчает расщепление жиров путем эмульгирования жиров. Она ускоряет всасывание продуктов гидролиза жиров, и жирорастворимых витаминов D, E, K.

Желчеобразование стимулируется актом приема пищи. Стимуляция блуждающего нерва сопровождается усилением процесса образования желчи. Гуморальная регуляция желчеобразования осуществляется секретином. Процесс поступления желчи в двенадцатиперстную кишку регулируется нервно-рефлекторным и гуморальным механизмами.

Дальнейшая обработка пищевой кашицы в тонком кишечнике происходит **в тощей и подвздошной кишке** под влиянием кишечного сока. Кишечный сок имеет слабощелочную реакцию (pH = 7-8), состоит из 98 % воды и 2 % сухого остатка и содержит три группы ферментных систем. ***Протеолитические ферменты*** такие же, как в соке поджелудочной железы, но к ним добавляется некоторые пептидазы, расщепляющие мелкомолекулярные белки до аминокислот. ***Аминолитические ферменты*** кишечного сока представлены β-галактозидазой, разлагающей молочный сахар, ά-глюкозидазой и β-фруктофуранозидазой, разлагающей сахарозу. ***Липолитический фермент*** в кишечном соке мало активен.

Основным возбуждающим фактором в регуляции образования и выделения кишечного сока является сама пищевая кашица с ее механическими и химическими свойствами. Регуляция осуществляется как нервно-рефлекторным, так и гуморальным путем. Нервно-рефлекторная регуляция осуществляется периферической нервной системой, а гуморальная – гастрином (активация) и секретином (тормозное действие).

Пристеночное пищеварение обеспечивает промежуточную и заключительную стадию гидролиза, а также переход от собственно пищеварения к всасыванию и поэтому

происходит в основном в тонком кишечнике. Пристеночное пищеварение обеспечивается ферментными системами, фиксированными на мембране, и происходит на границе вне- и внутриклеточной среды. Таким образом, клеточная мембрана выступает не только как структура, предназначенная для транспорта веществ, но и как специфическая поверхность для гидролитических процессов пищеварения. Пристеночное пищеварение играет большую роль на стадии раннего онтогенеза в период молочного питания. Основной гидролиз в этот период осуществляется благодаря пристеночному пищеварению. Пристеночное пищеварение идет в три этапа: 1) частичный гидролиз в слое слизистых наложений с первичным образованием димеров; 2) гидролиз в гликокаликсе, состоящем из мукополисахаридных нитей с конечным образованием димеров; 3) гликолиз на апикальных мембранах энтероцитов с образованием мономеров.

Моторная активность тонкого кишечника обеспечивается координированной деятельностью продольных и кольцевых волокон мышечной стенки. Различают два типа движений кишечника: перистальтические и маятникообразные. ***Перистальтические движения*** формируются в результате ритмических сокращений и расслаблений продольной мускулатуры стенки кишечника, что приводит к периодическому укорочению и удлинению отдельных его сегментов. Наряду с этим происходят сокращения кольцевых мышц определнных участков кишечника, что приводит к возникновению кольцевых перехватов. Перистальтические движения выполняют двойную функцию: благодаря им происходит перемешивание химуса и пищеварительных соков; перистальтические волны тощей и подвздошной кишки, распространяясь в сторону толстой кишки, способствуют продвижению содержимого кишечника в каудальном направлении.

Маятникообразные движения обеспечиваются попеременным ритмическим сокращением продольных и кольцевых волокон мускулатуры стенки кишечника. Маятникообразные движения происходят беспорядочно в разных сегментах кишечника и выполняют функцию перемешивания. Кроме этих типов движения к двигательной активности относится постоянное тоническое сокращение мускулатуры кишечника и автоматия кишечной стенки. Двигательная активность тонкого кишечника регулируется нервно-рефлекторным (чревным и блуждающим нервами) и гуморальным путем (серотонином, холином и энтерокринином).

6.4. Пищеварение в толстом кишечнике

Из тонкого кишечника через илеоцекальный сфинктер химус попадает в слепую кишку, далее в ободочную, сигмовидную, прямую, и подвергается действию микрофлоры толстого кишечника. Здесь в процессе движения происходят два основных вида расщепления: брожение растительной клетчатки и гниение растительного белка. В результате этих двух процессов завершается процесс расщепления пищевых продуктов, происходит активное всасывание воды и формирование каловых масс. Кроме этого в толстом кишечнике имеется небольшое количество ферментов (нуклеаза, амилаза, пептидаза, липаза и катепсины). Пищеварительный тракт моногастричных животных имеет микрофлору в основном в толстом кишечнике и совсем немного в нижних отделах тонкого. Толстый кишечник осуществляет следующие виды движений: маятникообразные, антиперистальтические и пропульсивные. Все виды движений толстого кишечника обеспечиваются автоматией гладкомышечных клеток. Регуляция осуществляется блуждающими и тазовыми нервами, а также серотонином (активация), адреналином, глюкагоном и секретином (тормозное действие).

Акт дефекации осуществляется координированным сокращением одних и расслаблением других групп мышц стенки прямой кишки, внутреннег и наружного сфинктера, а также при участии ряда сегментных мышц промежности и мускулатуры брюшного пресса. Акт дефекации вызывается механическим раздражением каловыми массами нижних отделов толстой кишки. Центральные нервные структуры, принимающие участие в регуляции акта

дефекации, локализованы в поясничной части спинного мозга. Иннервация осуществляется тазовым нервом.

Всасывание продуктов гидролиза. Всасывание – это процесс переноса веществ из просвета пищеварительного тракта в кровь и лимфу.

В ротовой полости всасывание выражено незначительно ввиду кратковременности пребывания в ней пищи. ***В желудке*** всасываются вода, растворимые в ней минеральные соли, алкоголь, глюкоза. ***В тонком кишечнике*** осуществляется основное всасывание продуктов гидролиза, воды, минеральных веществ, витаминов. Скорость всасывания обеспечивается большой всасывающей поверхностью, которая формируется за счет круговых складок, ворсинок и микроворсинок. Всасывание питательных веществ осуществляется главным образом в верхней части кишечных ворсинок. Всасывание ускоряется за счет ритмических сокращений ворсинок.

Продукты гидролиза белков всасываются в кровь в результате диффузии, вторично-активного натрийзависимого транспорта, пиноцитоза и эндоцитоза.

Продукты гидролиза жиров всасываются в кровь и лимфу. Глицерин всасывается в кровь, а жирные кислоты в лимфу. Доля всасывания в лимфу намного больше. Прежде чем попасть в кровь глицерин, холестерин, триглицериды покрываются белковой оболочкой и только в такой форме они могут попасть в кровь.

Всасывание углеводов происходит в кровь путем диффузии и с помощью натрийзависимого механизма.

Вода всасывается согласно гидростатическому и осмотическому градиенту в основном в толстом и тонком кишечнике, и небольшая часть в желудке. Все минеральные соли всасываются в основном в кишечнике с помощью первично-активного транспорта или путем диффузии.

Вопросы для самоконтроля

1) Особенности ротового пищеварения
2) Пищеварение в однокамерном желудке
3) Процесс гидролиза пищи в тонком кишечнике
4) Пищеварение в толстом отделе кишечника
5) Роль желчи в пищеварении.
6) Моторная активность пищеварительного тракта.
7) Всасывание в различных отделах пищеварительного тракта.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Основная

1. **Иванов, А.А.** Этология с **Практикум по физиологии животных**: Учебное пособие /Лысов, В.Ф., Ипполитова, Т.В., Максимов, В.И., Шевелев, Н.С. / Под ред. Максимова, В.И. – М.: КолосС, 2010. – 303 с.
2. **Сборник заданий к лабораторному практикуму по физиологии и этологии животных**: учебное пособие /Ипполитова, Т.В., Максимов, В.И., Ткаченко, Т.Е., Вальциферова, С.В., Фомина, В.Д., Ветрова, Л.Ю., Любимов, В.Е., Мусиенко, П.М., Хомутинникова, Ю.А., Николаева, Э.Б. – М.: ФГОУ ВПО МГАВМиБ, 2009. – 119 с.
3. **Физиология и этология животных**: Учебник / Лысов, В.Ф. [и др.] – М.: КолосС, 2004. – 568 с. (Учебники и учебные пособия для студентов высших учебных заведений по специальностям «Ветеринария» и «Зоотехния»).
4. **Физиология и этология сельскохозяйственных птиц**: Учебник / Гудин, В.А. [и др.] / Под ред. В.И. Максимова. – СПб.: Изд-во «Лань», 2010. – 336 с.
5. **Этология животных**: Учебник / Лысов, В.Ф. [и др.] / Под ред. В.И. Максимова. – М.: КолосС, 2010. – 296 с.

Дополнительная

1. **Базанова, И.У.** Физиология с/х животных / Базанова, У.И. [и др.]. – М.: Колос, 1991. - 378 с.

2. **Битюков, И.П.** Практикум по физиологии с/х животных / Битюков, И.П. [и др.] - М.: Агропромиздат, 1990. - 123 с.

3. **Георгиевский, В.И.** Физиология с/х животных:учебник / Георгиевский, В.И. - М.: Агропромиздат, 1990. - 510 с.

4. **Грачев, И.И., Галинцев В.П.** Физиология лактации с/х животных: учебник / Грачев, И.И., Галинцев, В.П. - М.: Колос, 1974. - 477 с.

5. **Костин, А.П.** Физиология с/х животных: учебник/ Костин, А.П. [и др.]. - М.: Колос, 1993. - 386 с.

6. **Новицкий, Б.Б.** Поведение с/х животных: учебник / Новицкий, Б.Б. – М.: Колос, 1981.

7. **Руководство по физиологии**: Физиология с/х животных. – М. Наука, 1978.

8. **Сысоев, А.А.** Физиология с/х животных (в рисунках и системах): атлас/ Сысоев, А.А. - М.: Колос, 1974. - 147 с.

9. **Шмидт–Нельсон, К.** Физиология животных: учебник / Т.1 и 2 / Шмидт–Нельсон, К. – М.: Мир, 1982. - 389 с.

Лекция 7

ОСОБЕННОСТИ ПИЩЕВАРЕНИЯ У ЖВАЧНЫХ ЖИВОТНЫХ И ПТИЦЫ

7.1. Особенности пищеварения в желудке у жвачных животных

Особенности пищеварения в желудке у жвачных животных связаны с особенностями структуры пищеварительного тракта, в частности, желудка у них, состоящего из трех без железистых камер – преджелудков (рубца, сетки, книжки) и железистой – сычуга. Преджелудки жвачных заселены микроорганизмами – симбионтами: бактериями, инфузориями, грибками, с участием которых идут процессы не только гидролиза органических веществ корма, но преобразования их в сложные органические соединения, входящие в структуру клеток микроорганизмов. Корм, попавший в преджелудки, подвергается механическому, химическому и биологическому воздействию.

Основные процессы, происходящие в преджелудках, и прежде всего в рубце, при участии микроорганизмов-симбионтов (сожителей), следующие:

1. Гидролиз и анимализация углеводов;
2. Гидролиз и анимализация белка;
3. Биосинтез витаминов;
4. Биосинтез жиров;
5. Образование газов.

Гидролиз и анимализация углеводов. Расщеплению в преджелудках подвергаются клетчатка, крахмал, сахара. Клетчатка – трудно переваримый углевод, для расщепления которого организм животного ферментов не вырабатывает. Она расщепляется под влиянием ферментов бактерий целлюлазы и целлобиазы. Целлюлаза расщепляет целлюлезу (клетчатку) до целлобиозы, а целлобиаза расщепляет целлобиозу до глюкозы. Глюкоза нужна микроорганизмам как легкодоступный источник энергии, используя который они выделяют в качестве продуктов обмена ЛЖК – летучие жирные кислоты: уксусную, масляную, пропионовую. В преджелудках жвачных (в основном в рубце) переваривается основная масса клетчатки (более 50 %).

Гидролиз и анимализация белка кормов весьма интенсивно осуществляется в рубце. Начальным этапом преобразования белка корма в рубце связано с его расщеплением ферментами бактерий и инфузорий до полипептидов и аминокислот, которые используются указанными микроорганизмами для синтеза белка своего тела. Белок же бактерий и инфузорий по биологической полноценности приближается к животному белку (отсюда «анимализация»): переваримость его составляет 74,0…87,0 %, а биологическая полноценность – 82,0…85,0 %.

Аминокислоты, неиспользованные микроорганизмами, гидролизуются до аммиака и безазотистых соединений. Аммиак идет на синтез аминокислот, и частично всасываются в кровь и поступает в печень, а безазотистая часть молекул аминокислот используется как источник энергии.

Одним из уникальных свойств преобразования азотистых веществ в преджелудках жвачных является способность микроорганизмов использовать для синтеза белка азот небелковых азотистых соединений: мочевины, аммонийных солей и др. На этом свойстве основано применение и кормлении жвачных небелковых азотистых синтетических соединении, которыми можно заменить по азоту 25…30 % потребности в протеине.

Биосинтез витаминов — один из очень важных аспектов деятельности микроорганизмов-симбионтов преджелудков жвачных. В рубце у них идет интенсивный синтез витаминов группы В и витамина К. Поэтому при нормальном течении процессов пищеварения в рубце и других преджелудках жвачные животные обеспечивают свои потребности в витаминах группы В (B_1, B_2, B_3, РР и др.) и витамине К. Способность к

биосинтезу у них проявляется в полной мере с момента завершения становления функции преджелудков: у телят с 6…8, у ягнят – с 3,5…4-месячного возраста.

Биосинтез жиров. Жиры, поступающие с кормами, в преджелудках подвергаются сложным превращениям: они подвергаются гидролизу до глицерина и жирных кислот, гидрогенизации (насыщению водородом), ферментации продуктов гидролиза. Вот эти процессы взаимосвязаны и начинаются с расщепления жиров на глицерин и жирные кислоты липолитическими ферментами микроорганизмов.

Образование газов. В рубце в процессе брожения образуется большое количество газов: CO_2, аммиака, азота, водорода, метана (у коровы до 1000 л в сутки). Основная масса их используется организмом животного для синтеза необходимых соединений, часть удаляется из организма. В случаях бурного образования газов у животного может развиться тимпания – вздутие рубца, отрицательно влияющее на здоровье и продуктивность.

Таким образом, в преджелудках жвачных (в основном в рубце) идут сложные процессы, связанные с расщеплением углеводов, белков, жиров и биосинтезом новых сложных и нужных организму соединений. В сычуге – железистой камере желудка – содержимое преджелудков под влиянием желудочного сока претерпевает те же изменения, что и у моногастричных животных.

7.2. Пищеварение у сельскохозяйственной птицы

У птиц пищеварительная система по своей структуре и функции приспособлена к приему и перевариванию корма растительного и животного происхождения.

Ротовое пищеварение. У зерноядных птиц клюв твердый, с острыми краями, приспособленный для склевывания и дробления твердого корма. На клюве у водоплавающих птиц имеется ороговевший выступ, служащий для обрывания травы, а по краям клюва — многочисленные поперечные ротовые пластинки, с помощью которых птица при захватывании корма в воде отцеживает ее и раздавливает корм. Язык покрыт роговыми сосочками и способствует захватыванию и проглатыванию корма.

В ротовой полости корм не задерживается и быстро проглатывается. У птиц небольшие слюнные железы находятся сбоку в средней и задней частях языка и на дорсальной поверхности основания языка, а имеются также железы угла рта, передние и задние подчелюстные железы. Слюны выделяется очень мало, но она содержит слизь, которая облегчает проглатывание корма. В слюне птиц содержится птиалин.

Пищеварение в полости зоба. Изо рта корм поступает в зоб, который хорошо развит у кур и других зерноядных птиц. У гусей и уток вместо зоба имеется веретенообразное расширение пищевода. В зобу твердые корма увлажняются и размягчаются.

Слизистая оболочка зоба не содержит желез, секретирующих ферменты, но в нем происходит переваривание углеводов, белков и жира ферментами растительных кормов, а также микрофлорой. Продукты переваривания в зобу не всасываются.

Пищеварение в желудке. Желудок птиц состоит из двух отделов: железистого и мышечного. Из зоба корм поступает в железистый отдел желудка, в его слизистой расположено 30…40 пар крупных трубчатых желез, выделяющих желудочный сок, который содержит хлористоводородную (соляную) кислоту и протеолитические ферменты.

Железистый отдел желудка очень мал, и в нем практически не происходит накапливания и переваривания корма. Постоянно выделяющийся сок стекает в мышечный отдел желудка, где и происходит переваривание корма.

Мышечный отдел желудка имеет хорошо развитые гладкие мышцы. В нем

происходит механическое перетирание корма. Здесь обычно находят мелкие камешки, кусочки стекла и другие твердые предметы, заглатываемые птицей; они способствуют перетиранию корма. Слизистая мышечного отдела желудка имеет железы, выделяющие коллоидный секрет. Данный секрет накапливается на поверхности, застывает и превращается в роговую пленку (кутикулу), которая постоянно стирается и возобновляется. В мышечном отделе желудка птиц интенсивно переваривается корм. В нем расщепляются белки, углеводы, в меньшей степени жиры. Белки в желудке расщепляются до аминокислот. В мышечный отдел желудка постоянно забрасывается содержимое двенадцатиперстной кишки, вследствие этого процессы пищеварения в нем усилены; ферменты кишечного и желудочного соков расщепляют здесь питательные вещества, поскольку концентрация хлористоводородной (соляной) кислоты в желудке незначительна (0,1 %). Оба отдела желудка сокращаются каждые 20…30с. Двигательная и секреторная функции желудка регулируются блуждающими нервами.

Кишечное пищеварение. Содержимое желудка отдельными мелкими порциями (у уток) или сплошной массой (у гусей) переходит в двенадцатиперстную кишку. Длина кишечника у птиц относительно небольшая. В связи с этим корм проходит через желудочно-кишечный тракт быстро (у кур в среднем за 24 ч). Тем не менее в тонком кишечнике птиц осуществляется основное переваривание белков, жиров и углеводов.

В двенадцатиперстную кишку поступает поджелудочный сок щелочной реакции, имеющий те же ферменты, что и у млекопитающих. Печень у птиц большая, и соответственно этому образуется и выводится больше желчи по отношению к их массе, чем у млекопитающих. Отделение желчи у птиц происходит постоянно. При приеме корма желчеотделение усиливается. Желчь выводится двумя путями: через желчный пузырь и непосредственно в кишечник. Желчные протоки правой и левой долей печени сливаются у ворот печени, образуя расширение — синус, через который желчь может выводиться из синуса в кишку, минуя желчный пузырь. В период интенсивного пищеварения пузырная и печеночная желчь выводится одновременно.

Железы слизистой оболочки тонких кишок вырабатывают сок слабощелочной реакции. В нем содержатся те же ферменты, что и в соке млекопитающих.

Толстая кишка у птиц очень короткая, в самом начале ее имеются два отростка — слепые кишки, у большинства домашних птиц, особенно травоядных, они хорошо развиты. В слепые кишки поступает только часть химуса, в основном жидкая, с примесью мелких частиц корма. В слепых кишках под действием микроорганизмов расщепляются белки, жиры и углеводы, включая клетчатку.

Движения кишечника у птиц такие же, как и у млекопитающих, но у птиц наряду с перистальтическими происходят и антиперистальтические сокращения. В результате этого содержимое передвигается по кишечнику взад и вперед и забрасывается в желудок.

Толстая кишка заканчивается расширенным отделом — клоакой. В ее полость открываются два мочеточника и выводные отверстия половых органов — спермиопроводы или яйцеводы. В клоаке происходит формирование кала. У птиц он полужидкий (74 % воды), выделяется вместе с мочой. На поверхности кала образуется белая пленка из кристаллов мочевины. Опорожнение кишечника происходит так же, как и у млекопитающих.

Вопросы для самоконтроля

1) Анатомо-физиологические особенности желудка жвачных.
2) Гидролиз углеводов в рубце.

3) Гидролиз протеина в рубце.
4) Гидролиз жиров в рубце.
5) Биосинтетические процессы в рубце
6) Пищеварение в ротовой полости и зобе у птиц.
7) Особенности кишечного пищеварения у птицы.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. **Практикум по физиологии животных**: Учебное пособие /Лысов, В.Ф., Ипполитова, Т.В., Максимов, В.И., Шевелев, Н.С. / Под ред. Максимова, В.И. – М.: КолосС, 2010. – 303 с.

2. **Сборник заданий к лабораторному практикуму по физиологии и этологии животных**: учебное пособие /Ипполитова, Т.В., Максимов, В.И., Ткаченко, Т.Е., Вальциферова, С.В., Фомина, В.Д., Ветрова, Л.Ю., Любимов, В.Е., Мусиенко, П.М., Хомутинникова, Ю.А., Николаева, Э.Б. – М.: ФГОУ ВПО МГАВМиБ, 2009. – 119 с.

3. **Физиология и этология животных**: Учебник / Лысов, В.Ф. [и др.] – М.: КолосС, 2004. – 568 с. (Учебники и учебные пособия для студентов высших учебных заведений по специальностям «Ветеринария» и «Зоотехния»).

4. **Физиология и этология сельскохозяйственных птиц**: Учебник / Гудин, В.А. [и др.] / Под ред. В.И. Максимова. – СПб.: Изд-во «Лань», 2010. – 336 с.

5. **Этология животных**: Учебник / Лысов, В.Ф. [и др.] / Под ред. В.И. Максимова. – М.: КолосС, 2010. – 296 с.

Дополнительная

1. **Базанова, И.У.** Физиология с/х животных / Базанова, У.И. [и др.]. – М.: Колос, 1991. - 378 с.

2. **Битюков, И.П.** Практикум по физиологии с/х животных / Битюков, И.П. [и др.] - М.: Агропромиздат, 1990. - 123 с.

3. **Георгиевский, В.И.** Физиология с/х животных:учебник / Георгиевский, В.И. - М.: Агропромиздат, 1990. - 510 с.

4. **Грачев, И.И., Галинцев В.П.** Физиология лактации с/х животных: учебник / Грачев, И.И., Галинцев, В.П. - М.: Колос, 1974. - 477 с.

5. **Костин, А.П.** Физиология с/х животных: учебник/ Костин, А.П. [и др.]. - М.: Колос, 1993. - 386 с.

6. **Новицкий, Б.Б.** Поведение с/х животных: учебник / Новицкий, Б.Б. – М.: Колос, 1981.

7. **Руководство по физиологии**: Физиология с/х животных. – М. Наука, 1978.

8. **Сысоев, А.А.** Физиология с/х животных (в рисунках и системах): атлас/ Сысоев, А.А. - М.: Колос, 1974. - 147 с.

9. **Шмидт–Нельсон, К.** Физиология животных: учебник / Т.1 и 2 / Шмидт–Нельсон, К. – М.: Мир, 1982. - 389 с.

Лекция 8

ОБМЕН ВЕЩЕСТВ И ЭНЕРГИИ

8.1. Значение метаболических процессов

Обмен веществ – это совокупность процессов поступления питательных веществ в организм, использования их организмом для синтеза клеточных структур и выработки энергии, а также выделения конечных продуктов в окружающую среду. Обмен веществ проходит в три этапа: 1) поступление веществ в организм (обеспечивает пищеварительная система); 2) использование веществ клетками организма и 3) выделение продуктов распада в окружающую среду посредством систем дыхания и выделения.

Питание – это совокупность питательных веществ и их способ поступления в организм. Питательные вещества – это продукты гидролиза жиров, белков и углеводов (мономеры – пластический и энергетический материал, а также вода, минеральные соли и витамины, которые являются только пластическими материалами.

Ассимиляция – совокупность процессов, обеспечивающих поступление питательных веществ во внутреннюю среду организма, и использование их для синтеза клеточных структур и секретов клеток.

Пищеварение – первый этап ассимиляции (расщепление белков, жиров и углеводов пищи с помощью гидролиза). Конечными продуктами гидролиза белков являются аминокислоты, нуклеотиды; углеводов – моносахариды; жиров – жирные кислоты, моноглицериды.

Анаболизм – заключительная часть ассимиляции, совокупность внутриклеточных процессов, обеспечивающих синтез структур и секретов клеток организма. Исходными продуктами анаболизма являются: мономеры (аминокислоты, моносахариды, жирные кислоты, моноглицериды, нуклеотиды), а также вода, минеральные соли и витамины; конечными – полимеры: специфические белки, жиры, углеводы, нуклеиновые кислоты. Анаболизм обеспечивает восстановление распавшихся в процессе диссимиляции клеточных структур, восстановление энергетического потенциала, рост развивающегося организма.

Диссимиляция – процесс распада клеточных структур до мономеров и других соединений без высвобождения энергии. Исходными продуктами диссимиляции являются белки, жиры и углеводы клеток организма, конечными – аминокислоты, моносахара, жирные кислоты, нуклеотиды, содержащие энергию.

Катаболизм – процесс распада мономеров и других соединений, попадающих в клетку из крови, до конечных продуктов (воды, углекислого газа и аммиака) с высвобождением энергии.

У здорового взрослого организма наблюдается равновесие между процессами анаболизма и диссимиляции. В период роста, при беременности, при интенсивной физической нагрузке, в период выздоровления или выхода из состояния голодания анаболизм преобладает над диссимиляцией. В старости, при истощениях, при голодании, при стрессовых состояниях диссимиляция выше анаболизма.

Анаболизм и диссимиляция в целом обеспечивают самообновление клеточных структур организма в ходе взаимосвязанных биохимических превращений.

8.2. Белковый обмен

Белки составляют 15…20 % сырой массы тканей организма. Белки могут быть структурными, ферментативными, транспортными, сократительными, рецепторными и участвующими в передаче генетической информации.

1. **Роль белков в организме**. С синтезом белка в клетках связаны: 1) процессы роста и самообновления структурных компонентов организма; 2) процессы регенерации и восполнения специфических клеточных белков; 3) продукция ферментов, гормонов, иммуноглобулинов, гемоглобина, рецепторных белков; 4) в плазме крови белки обеспечивают онкотическое давление и тем самым влияют на обмен воды между кровью и тканями; 5) участвуют в важнейших защитных реакциях организма; 6) входят в состав буферных систем плазмы; 7) являются переносчиками гормонов, минеральных веществ, липидов, холестерина; 8) поддерживают суспензионные свойства и вязкость крови, необходимые для обеспечения оптимальных параметров гемодинамики; 9) белки могут использоваться в качестве источника энергии, особенно во время стрессовых ситуаций.

2. **Биологическая ценность** различных белков определяется соотношением содержащихся в них аминокислот. Основными структурными компонентами белков являются 20 аминокислот, их которых 10 считаются ***незаменимыми***, то есть не синтезируются в организме и поступают с пищей. К ним относятся: аргинин, валин, гистидин, изолейцин, лейцин, метионин, треонин, триптофан, фенилаланин. Животные белки, которые содержат все выше перечисленные аминокислоты, называются ***полноценными***. Они почти полностью способны превращаться в белковые структуры организма. ***Неполноценными*** называются белки, которые не содержат хотя бы одну незаменимую аминокислоту. Пищевой рацион должен включать до 55…60% белков животного происхождения.

3. ***Азотистый баланс*** оценивается по результатам сравнения количества принятого с пищей и выведенного из организма азота и позволяет судить о характере белкового обмена. В организме взрослого здорового животного эти параметры обычно равны между собой, то есть имеет место азотистое равновесие. Преобладание количества выведенного из организма азота – ***отрицательный баланс*** – может наблюдаться при недостатке в пище полноценных белков, при голодании, при травмах, ожогах, после хирургических операций, а также в результате старения. При белковом голодании источником свободных аминокислот становятся белки плазмы, печени, слизистой оболочки кишечника и мышечной ткани, что позволяет достаточно долго поддерживать обновление белков мозга и сердца. Положительный баланс азота, характеризующийся накоплением белка в организме, развивается обычно в условиях преобладания анаболических процессов над катаболическими.

4. ***Регуляция обмена белков*** осуществляется нервными, нервно-гуморальными и гуморальными механизмами. В ядрах гипоталамуса анализируется состояние внутренней среды организма. Управляющие сигналы посредством вегетативных путей и связей с гипофизом приспосабливают метаболические реакции к потребностям организма.

Гормональная регуляция белкового обмена чаще приводит к увеличению его анаболической направленности, но может способствовать и катаболическим эффектам.

Инсулин повышает поступление в клетки аминокислот. Гормон роста – соматотропин – повышает транспорт аминокислот в клетки и синтез белка. Тестостерон и эстрогены анаболически работают в мышечной ткани. Тироксин повышает скорость обменных реакций во всех клетках и способствует повышению синтеза белка. Глюкокортикоиды вызывают уменьшение концентрации белка в большинстве клеток, повышение концентрации аминокислот в плазме, увеличение синтеза белка в печени и его переход в углеводы (глюконеогенез).

8.3. Обмен жиров

Липиды представлены в организме в основном нейтральными жирами (триглицеридами), фосфолипидами, холестерином и жирными кислотами. Жирные кислоты являются компонентами триглицеридов и фосфолипидов и делятся на ненасыщенные (линолевая и линоленовая) и насыщенные (стеариновая и пальмитиновая) жирные кислоты.

Роль липидов: 1**.** Пластическая роль липидов реализуется фосфолипидами и холестерином. Эти вещества участвуют в синтезе тромбопластина, миелина, стероидных гормонов, желчных кислот, простогландинов, витамина D_4, в формировании биологических мембран, обеспечении их прочности и биофизических свойств.
2. Жиры являются источником энергии.
3. Жиры выполняют защитную функцию. Холестерин входит в состав компонентов кожи и тем самым ограничивает абсорбцию водорастворимых веществ и некоторых химически активных факторов. Холестерин уменьшает потери воды через кожу. Жиры обеспечивают механическую фиксацию и защиту внутренних органов от механических повреждений. Подкожная жировая клетчатка является теплоизолирующим слоем.
4. Жиры являются источником образования эндогенной воды и являются депо энергии и воды.

Транспорт липидов лимфой и кровью. В пищеварительном тракте жиры расщепляются до моноглицеридов и жирных кислот. Из кишечника весь жир всасывается в лимфу в виде мелких капель – хиломикронов, на поверхности которых имеется белковая «одежка». Через грудной лимфатический проток хиломикроны попадают в венозную кровь. Хиломикроны – это различные соединения жирных кислот. Соединения жирных кислот с альбуминами крови называют ***свободными жирными кислотами***. Кроме этого особой формой транспорта липидов кровью являются ***липопротеины*** (ЛП). Липопротеины делят на две группы в зависимости от их плотности: липопротеины низкой плотности (***ЛПНП***) и липопротеины высокой плотности (***ЛПВП***). ЛПВП на 50% состоят из белка, в них относительно мало холестерина и фосфолипидов. Эти соединения способны адсорбировать холестерин и его эфиры из стенок артерий и переносить их в печень, где они преобразуются в желчные кислоты. В ЛПНП содержится относительно много триглицеридов и до 80 % холестерина плазмы. При большом количестве в крови ЛПНП их захватывают макрофаги кровеносных сосудов. В результате в стенках кровеносных сосудов накапливаются низкоактивные формы холестерина, что является стимулом формирования атеросклеротических бляшек. По соотношению концентраций ЛПВП и ЛПНП можно судить о величине риска нарушений липидного обмена, приводящих к атеросклеротическим поражениям.

Регуляция липидного обмена. Нервные влияния на жировой обмен осуществляются гипоталамусом. Симпатические центры тормозят синтез триглицеридов, а парасимпатические способствуют отложению жира. Гормональная регуляция обмена триглицеридов зависит от количества углеводов в крови. Тиреоидные гормоны, первично влияя на скорость энергетического обмена, приводят к снижению количества коэнзима А и других метаболитов липидного обмена, в результате способствуют быстрой мобилизации жира.

8.4. Обмен углеводов

Углеводы поступают в организм в основном в виде полисахаридов растительного (крахмал) и животного (гликоген) происхождений. Конечными продуктами их гидролиза в пищеварительном тракте являются: глюкоза (80% этих продуктов), также фруктоза и галактоза, которые всасываются в кровь и быстро превращаются в глюкозу. Глюкоза представляет собой общий конечный продукт транспорта углеводов кровью. **Роль углеводов в организме и пути их преобразования**:

1. ***Пластическая роль углеводов***. Глюкоза, галактоза и другие сахара входят в состав гликопротеинов, гликолипидов, которые играют важную роль в рецептивной функции клеточных мембран. Пентозы входят в состав нуклеотидов и нуклеиновых кислот. Глюкоза необходима для синтеза некоторых липидов и аминокислот.
2. ***Энергетическая роль углеводов***. В клетках глюкоза используется как источник энергии путем фосфорилирования при участии фермента гексокиназы или глюкокиназы.

Основная часть глюкозы, пройдя ряд преобразований и включаясь в цикл Кребса, расходуется на синтез АТФ в процессе окислительного фосфорилирования. Более 90 % углеводов расходуется для выработки энергии.

Регуляция обмена углеводов. Существуют два состояния углеводного обмена: гипергликемия и гипогликемия.

Гипергликемия. Раздражение таламуса, дна четвертого желудочка мозга и коры больших полушарий ведет к гипергликемии. Гипергликемия не опасна для жизни, но может приводить к увеличению осмотического давления плазмы крови.

Гипогликемия. При снижении концентрации глюкозы в крови (гипогликемии) ускоряется гликогенез – превращение гликогена в глюкозу – под влиянием фосфорилазы, активируемой гормоном поджелудочной железы глюкагоном и гормоном мозгового вещества надпочечников адреналином.

8.5. Водно–минеральный обмен. Витамины

Минеральный обмен. Минеральные вещества участвуют: 1) в регуляции кислотно-основного состояния; 2) регуляции осмотического давления; 3) в создании мембранного потенциала покоя и мембранного потенциала действия; 4) играют роль кофакторов в ферментативных реакциях; 5) в процессах свертывания крови.

Натрий и калий определяют величину осмотического давления, pH, объём жидкостей тела, участвуют в формировании биоэлектрических потенциалов, в транспорте аминокислот, сахаров и ионов через мембрану клеток.

Кальций содержится в виде фосфатов в костях и в тканях зубов. Ионизированный кальций в возбудимых тканях играет роль фактора электросекреторного и электромеханического сопряжения. Кальций участвует в функционировании клеточных мембран и реакциях гемостаза

Фосфор входит в состав фосфорно-кальциевых соединений костного вещества, а также анионов внутриклеточной жидкости, макроэргических соединений, коферментов тканевого дыхания и гликолиза. Соли фосфорной кислоты и ее эфиров являются компонентами буферных систем поддержания кислотно-щелочного равновесия.

Магний является катализатором многих внутриклеточных процессов, особенно связанных с углеводным обменом. Он снижает возбудимость нервной системы и сократительную активность скелетных мышц, способствует расширению кровеносных сосудов, уменьшению частоты сердечных сокращений и снижению артериального давления.

Микроэлементы – это химические элементы, содержащиеся в организме и пище в крайне малых количествах. Из них наиболее важное функциональное значение имеют железо, фтор, йод, цинк, кобальт, хром, медь, марганец. Большая часть микроэлементов входит в состав витаминов, ферментов, гормонов или катализаторов их действия на ферментативные процессы.

Железо входит в состав гемоглобина и цитохромов митохондрий, поэтому оно абсолютно необходимо для транспорта кислорода и для окислительных реакций.

Йод – единственный микроэлемент, участвующий в построении молекул гормонов – до 90 % циркулирующего в крови органического йода приходится на долю тироксина и трийодтиронина. Недостаточное поступление в организм йода может быть причиной нарушения функций щитовидной железы.

Фт*ор* защищает зубы от кариеса. Он стимулирует реакции иммунитета и кроветворение, предупреждает развитие старческого остеопороза.

Водный обмен. Вода составляет 55…60 % массы тела животного. У животных с пониженным содержанием в организме жира этот показатель достигает 70 %. **Роль воды** в организме:

1. Конституциональная вода – компонент клеток и тканей организма;

2. Свободная вода – растворитель для многих биологически важных веществ, обеспечивает условия для образования дисперсных форм липидов и белков; является основной средой и участницей биохимических реакций;
3. Связанная вода – способствуя гидратации макромолекул, участвует в их активации;
4. Терморегуляторная функция воды заключается в высокой теплоте испарения;
5. Экскреторная функция воды заключается в растворении конечных продуктов обмена веществ.

Жажда представляет собой реакцию организма на повышение осмотического давления и снижение объёмов жидкостей. Утоление жажды возникает в процессе питья (сенсорное насыщение) – до всасывания воды. Это явление развивается благодаря растяжению стенок желудка и возбуждению его механорецепторов. Истинное водное насыщение формируется в результате всасывания принятой воды при восстановлении параметров водно-солевого гомеостазиса. Предполагается, что центр валюморегуляции находится в ядрах гипоталамуса и среднего мозга.

Витамины – это биологически активные вещества, поступающие с пищей и необходимые для регуляции биохимических процессов. Источником витаминов является пища, а некоторые витамины синтезируются в организме в небольших количествах. Витамины делятся на водо- и жирорастворимые. В кормах витамины находятся либо в активной, либо в неактивной форме. Во втором случае они называются провитаминами. В кишечнике при участии микрофлоры синтезируются витамины K, B и биотин.

Витамины участвуют в регуляции метаболизма и клеточного дыхания (витамины группы B и никотиновая кислота), в синтезе жирных кислот, гормонов стероидной природы (пантотеновая кислота) и нуклеиновых кислот (фолиевая кислота, цианокабаломин), в регуляции процессов фоторецепции и размножения (ретинол), обмена кальция и фосфата (кальциферол), во многих окислительно-восстановительных процессах (аскорбиновая кислота, токоферол), в гемопоэзе и синтезе факторов свертывания крови (филлохиноны), а также обеспечивают особенно необходимое при экстремальных нагрузках антиоксидантное действие на мембраны (витамины A, C, E).

Антиоксидантное действие витаминов обусловлено их способностью инактивировать токсические продукты преобразования в организме кислорода или так называемые свободные радикалы, содержащие во внешней орбите один непарный электрон. Повышенный прием витаминов, в частности A, C, E, рекомендуется для сохранения здоровья, профилактик стрессов, а также к сердечно-сосудистых и онкологических заболеваний, в развитии которых свободные радикалы играют большую роль.

Вопросы для самоконтроля

1) Обмен веществ и его значение.
2) Обмен углеводов
3) Белковый обмен.
4) Обмен липидов.
5) Физиологическое значение биоэлементов и воды
6) Физиологическая роль витаминов.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. **Практикум по физиологии животных**: Учебное пособие /Лысов, В.Ф., Ипполитова, Т.В., Максимов, В.И., Шевелев, Н.С. / Под ред. Максимова, В.И. – М.: КолосС, 2010. – 303 с.
2. **Сборник заданий к лабораторному практикуму по физиологии и этологии животных**: учебное пособие /Ипполитова, Т.В., Максимов, В.И., Ткаченко, Т.Е., Вальциферова, С.В., Фомина, В.Д., Ветрова, Л.Ю., Любимов, В.Е., Мусиенко, П.М., Хомутинникова, Ю.А., Николаева, Э.Б. – М.: ФГОУ ВПО МГАВМиБ, 2009. – 119 с.

3. **Физиология и этология животных**: Учебник / Лысов, В.Ф. [и др.] – М.: КолосС, 2004. – 568 с. (Учебники и учебные пособия для студентов высших учебных заведений по специальностям «Ветеринария» и «Зоотехния»).

4. **Физиология и этология сельскохозяйственных птиц**: Учебник / Гудин, В.А. [и др.] / Под ред. В.И. Максимова. – СПб.: Изд-во «Лань», 2010. – 336 с.

5. **Этология животных**: Учебник / Лысов, В.Ф. [и др.] / Под ред. В.И. Максимова. – М.: КолосС, 2010. – 296 с.

Дополнительная

1. **Базанова, И.У.** Физиология с/х животных / Базанова, У.И. [и др.]. – М.: Колос, 1991. - 378 с.

2. **Битюков, И.П.** Практикум по физиологии с/х животных / Битюков, И.П. [и др.] - М.: Агропромиздат, 1990. - 123 с.

3. **Георгиевский, В.И.** Физиология с/х животных:учебник / Георгиевский, В.И. - М.: Агропромиздат, 1990. - 510 с.

4. **Грачев, И.И., Галинцев В.П.** Физиология лактации с/х животных: учебник / Грачев, И.И., Галинцев, В.П. - М.: Колос, 1974. - 477 с.

5. **Костин, А.П.** Физиология с/х животных: учебник/ Костин, А.П. [и др.]. - М.: Колос, 1993. - 386 с.

6. **Новицкий, Б.Б.** Поведение с/х животных: учебник / Новицкий, Б.Б. – М.: Колос, 1981.

7. **Руководство по физиологии**: Физиология с/х животных. – М. Наука, 1978.

8. **Сысоев, А.А.** Физиология с/х животных (в рисунках и системах): атлас/ Сысоев, А.А. - М.: Колос, 1974. - 147 с.

9. **Шмидт–Нельсон, К.** Физиология животных: учебник / Т.1 и 2 / Шмидт–Нельсон, К. – М.: Мир, 1982. - 389 с.

Лекция 9

ОБМЕН ЭНЕРГИИ И ТЕРМОРЕГУЛЯЦИЯ

9.1. Общие закономерности обмена энергии

Жизнедеятельность организма обеспечивается множеством активных процессов, протекающих с использованием химической энергии. Эту энергию клетки получают из белков, жиров и углеводов пищи путем перехода её в форму, доступную для использования в организме. Такая энергия образуется в сложной цепи метаболических реакций, в которых выделяют три стадии.

На первой стадии, которая реализуется главным образом в пищеварительном тракте, крупные молекулы белков, жиров и углеводов расщепляются ферментами на специфические структурные блоки – аминокислоты, жирные кислоты, глицерол, глюкозу и другие моносахариды. ***На второй стадии*** из этих продуктов образуются еще более простые молекулы общие для обмена разных веществ. К ним относятся, в частности, пируват, ацетилкоэнзим А, L-кетоглутарат, оксалоацетат, фумарат, сукцинат. ***Третья стадия*** - цикл трикарбоновых кислот, цикл лимонной кислоты, или цикл Кребса – приводит к окислению веществ до CO_2 и H_2O. Вода с углекислым газом и освобождающиеся азотистые продукты обмена удаляются выделительными органами.

Вторая и третья стадии метаболизма развиваются внутриклеточно в различных органах. На этих стадиях из продуктов расщепления питательных веществ освобождается почти вся заключенная в них энергия, на первой стадии освобождается лишь 1 % энергии в результате гидролиза в пищеварительном тракте.

Соотношение прихода и расхода энергии. Для адекватно питающегося взрослого организма с достаточной двигательной активностью характерно энергетическое равновесие: поступление в организм энергии соответствует ее расходу, то есть имеет место равенство процессов анаболизма и катаболизма. Существуют периодические (биоритмические) колебания скорости реакций энергетического обмена. Так, в утренние часы и в летнее время года анаболические реакции несколько менее акивны, чем в вечернее время суток и в зимние месяцы.

Преобразования энергии в организме. Конечной формой преобразования энергии является тепловая энергия. Часть энергии, заключенная в молекулах белков, жиров и углеводов, не используется для синтеза макроэргических соединений, а рассеивается в окружающую среду. Доля этой энергии – первичного тепла – соответствует примерно 35 % всей химической энергии пищевых веществ. При распаде макроэргических соединений часть их энергии также переходит в тепло, названное вторичным. Оно также выделяется в окружающую среду. Для функций организма (внутренней работы) - транспорта, синтеза, секреции, сокращения гладких и скелетных мышц - используется 25 % всей химической энергии пищи. Эта энергия в последующем также переходит в тепловую.

Интенсивность энергетического обмена принято оценивать в единицах тепловой энергии, поскольку тепловая энергия представляет собой единственный эквивалент преобразующейся в организме химической энергии. В Международной системе единиц (СИ) в качестве основной единицы энергии принят джоуль (Дж): 1 Дж = 1 ватт в 1 секунду = $2,39 \cdot 10^4$ кал; 1 ккал = 4,19 кДж.

9.2. Виды расхода энергии

Различают основной обмен, общий обмен и пластический обмен.

Основной обмен обеспечивает гомеостазис организма в стандартных условиях и процессы ресинтеза их структур после диссимиляции. Измеряется он утром натощак, в положении

лежа. Энергия основного обмена расходуется на синтез клеточных структур, поддержание постоянной температуры тела, деятельности внутренних органов и поддержание тонуса скелетных мышц. Величина основного обмена зависит отвида животного, породных особенностей, пола, возраста, массы тела.

Пластический обмен – это расход энергии, обеспечивающий рост развивающегося организма и восстановление структурных элементов организма после тяжелой болезни или длительного голодания.

Общий обмен – это сочетание основного, пластического обмена и энергетических трат организма, обеспечивающих его жизнедеятельность в условиях терморегуляторной, эмоциональной, пищевой и рабочей нагрузок. Общий обмен превышает основной обмен за счет функций скелетных мышц. При их интенсивном сокращении расход энергии в мышце может повыситься в 100 раз, общий расход энергии за несколько секунд может повыситься в 50 раз при участии в такой реакции более трети скелетных мышц.

Специфически динамическое действие пищи – это повышение расхода энергии, связанное с превращением пищевых веществ в организме после их всасывания из пищеварительного тракта. При потреблении смешанной пищи обмен повышается на 5-10 %; углеводистая и жирная пища увеличивает его незначительно – примерно на 4 %. Пища богатая белком, может повышать расход энергии на 30 %, эффект длится 12-18 часов.

Во время сна уровень метаболизма на 10…15 % ниже, чем в условиях бодрствования.

Регуляция обмена энергии. В гипоталамусе имеются так называемые эрготропные и трофотропные зоны таламуса, в которых располагаются центры голода, жажды, пищевого и питьевого насыщения. Лимбическая кора способствует как вегетативному, так и метаболическому обеспечению эмоциональных реакций. Кроме этого новая кора может быть субстратом для выработки «метаболических» условных рефлексов.

9.3. Теплообмен и регуляция температуры тела

Постоянство температуры тела животного — необходимое условие для обмена веществ и ведущий фактор, обеспечивающий нормальный уровень тканевых процессов в целом организме. В то же время уровень обмена веществ и энергии определяет постоянство температуры животного. Тепловой баланс находится в прямой зависимости от равновесия между продукцией энергии, образующейся в результате жизнедеятельности организма, и отдачей ее в окружающую среду. Поддержание термического гомеостаза в организме высших животных осуществляется благодаря деятельности сложного физиологического механизма, регулирующего теплопродукцию и теплоотдачу. Теплопродукция — процесс химический, а теплоотдача — физический.

По температуре тела животных делят на две большие группы. К одной принадлежат так называемые **пойкилотермные** (холоднокровные) животные. Температура их тела пассивно изменяется вслед за колебаниями температуры внешней среды. К ним относятся рептилии, земноводные, насекомые и некоторые другие.

Другую группу составляют **гомойотермные** (теплокровные) животные — птицы и млекопитающие. Они способны поддерживать стабильную температуру внутренних частей тела на определенном уровне. Такое постоянство температуры тела называют **изотермией.**

Для каждого вида гомойотермного животного характерна определенная температурная граница.

Низкая температура тела вызывает в организме ряд очень важных физиологических изменений. Самое существенное из них — это уменьшение потребности в кислороде. Данным обстоятельством пользуются хирурги при труднейших операциях на сердце, мозге и других важных органах в условиях, приближающихся к искусственной зимней спячке (гибернация).

Если температура тела у разных видов животных относительно постоянна, то температура поверхности тела (кожи) подвержена значительным колебаниям. Это зависит как от величины нагревания кожи притекающей кровью, так и от охлаждения ее окружающей средой. Поэтому организм теплокровных животных делят на две части: внутреннюю, или сердцевину (внутренние органы, скелетная мускулатура), и поверхностную оболочку тела (кожа, конечности).

Примерно 50—60 % химической энергии корма, освобождаемой в организме, переходит в химические связи особых органических соединений - макроэргов. Остальная энергия в процессе этих превращений выделяется в виде тепла, которое рассеивается в тканях и нагревает их. Температурный гомеостаз в основном поддерживается за счет сердцевины тела. Постоянство температуры тела животного, с одной стороны, осуществляется химической, с другой — физической терморегуляцией.

Химическая терморегуляция. Под химической терморегуляцией понимают совокупность физиологических процессов, обеспечивающих обмен веществ и образование тепла в организме животных при воздействии различных температур и других факторов внешней среды. Она является сложным рефлекторным актом, имеющим довольно постоянный видовой признак, характеризующий отношение разных животных к условиям внешней среды.

Как известно, тепло образуется при окислительных процессах в митохондриях клеток. Мышцы и железы, составляя большую часть живых тканей, служат основными участками теплопродукции. Более 80 % тепла организма образуется в скелетных мышцах во время работы. Второе место по выработке тепла занимает печень. Поэтому ведущая роль в осуществлении химической терморегуляции принадлежит скелетным мышцам и печени.

На обмен веществ и энергии влияет температура окружающей среды. При понижении внешней температуры обмен веществ повышается, и наоборот, при повышении — понижается, чтобы не допустить перегревания организма. Температура среды, при которой теплоудерживающие механизмы не могут больше поддерживать постоянную температуру тела и теплопродукция должна возрастать, называют **критической.** Причем для разных видов животных эта температура различна.

Среди сельскохозяйственных животных крупный рогатый скот и овцы имеют самую низкую критическую температуру и поэтому могут лучше противостоять холоду. У упитанного скота она ниже, чем у неупитанного, поэтому первые лучше переносят низкие внешние температуры.

Физическая терморегуляция. Под физической терморегуляцией понимают совокупность физиологических процессов, регулирующих отдачу тепла из организма и тем самым обеспечивающих постоянство температуры тела животного.

Организм выводит тепловую энергию следующими способами: 1) радиацией и конвекцией; 2) с испаряющейся водой через кожу и дыхательные пути; 3) с калом и мочой.

Первые два способа более важны для выделения тепла по сравнению с третьим. Эффективность данных способов во многом зависит от достаточного запаса воды в организме. Количество тепла, потерянного телом при испарении 1 г воды, составляет примерно 2,4 кДж.

Кожа играет важную роль в терморегуляции, так как около 60 % общей потери тепла при испарении происходит через нее. Этому способствуют потовые железы. Хорошо развиты потовые железы у лошадей, крупного рогатого скота и овец. В зависимости от уровня химической терморегуляции, выполнения мышечной работы и температуры окружающей среды выделяется различное количество пота. У собак

из-за слабого развития потовых желез вода испаряется в основном через дыхательные пути.

Благодаря совместному действию механизмов, регулирующих интенсивность обмена веществ и энергии (химическая терморегуляция), и механизмов, регулирующих кровоснабжение кожи и потоотделение, то есть теплоотдачу (физическая терморегуляция), температура тела животного всегда находится на постоянном уровне, но имеет суточную ритмику. Утром она обычно ниже, чем вечером (циркадианный ритм).

Регуляция температуры тела. Основной центр, регулирующий температуру тела животного,— это гипоталамус. В его передней части расположен центр теплоотдачи, а в задней — центр теплообразования. Благодаря наличию в коже тепловых и холодовых рецепторов сигналы об изменениях температуры поступают в центр терморегуляции, который передает соответствующие импульсы сосудистым, дыхательным, двигательным и другим центрам, участвующим в терморегуляции. Центральный механизм терморегуляции приводится в действие двумя путями. Первый определяется температурой циркулирующей крови, омывающей гипоталамус. В зависимости от ее температуры возбуждается соответствующий центр, влияющий на теплопродукцию или теплоотдачу. Второй путь — рефлекторный и условно-рефлекторный.

Вопросы для самоконтроля

1) Преобразование энергии в организме
2) Основной и продуктивный обмен и методы их определения.
3) Газообмен как показатель энергетического обмена.
4) Температура тела у сельскохозяйственных животных и ее суточные колебания.
5) Химическая и физическая терморегуляция.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. **Практикум по физиологии животных**: Учебное пособие /Лысов, В.Ф., Ипполитова, Т.В., Максимов, В.И., Шевелев, Н.С. / Под ред. Максимова, В.И. – М.: КолосС, 2010. – 303 с.
2. **Сборник заданий к лабораторному практикуму по физиологии и этологии животных**: учебное пособие /Ипполитова, Т.В., Максимов, В.И., Ткаченко, Т.Е., Вальциферова, С.В., Фомина, В.Д., Ветрова, Л.Ю., Любимов, В.Е., Мусиенко, П.М., Хомутинникова, Ю.А., Николаева, Э.Б. – М.: ФГОУ ВПО МГАВМиБ, 2009. – 119 с.
3. **Физиология и этология животных**: Учебник / Лысов, В.Ф. [и др.] – М.: КолосС, 2004. – 568 с. (Учебники и учебные пособия для студентов высших учебных заведений по специальностям «Ветеринария» и «Зоотехния»).
4. **Физиология и этология сельскохозяйственных птиц**: Учебник / Гудин, В.А. [и др.] / Под ред. В.И. Максимова. – СПб.: Изд-во «Лань», 2010. – 336 с.
5. **Этология животных**: Учебник / Лысов, В.Ф. [и др.] / Под ред. В.И. Максимова. – М.: КолосС, 2010. – 296 с.

Дополнительная

1. **Базанова, И.У.** Физиология с/х животных / Базанова, У.И. [и др.]. – М.: Колос, 1991. - 378 с.
2. **Битюков, И.П.** Практикум по физиологии с/х животных / Битюков, И.П. [и др.] - М.: Агропромиздат, 1990. - 123 с.
3. **Георгиевский, В.И.** Физиология с/х животных:учебник / Георгиевский, В.И. - М.: Агропромиздат, 1990. - 510 с.

4. **Грачев, И.И., Галинцев В.П.** Физиология лактации с/х животных: учебник / Грачев, И.И., Галинцев, В.П. - М.: Колос, 1974. - 477 с.

5. **Костин, А.П.** Физиология с/х животных: учебник/ Костин, А.П. [и др.]. - М.: Колос, 1993. - 386 с.

6. **Новицкий, Б.Б.** Поведение с/х животных: учебник / Новицкий, Б.Б. – М.: Колос, 1981.

7. **Руководство по физиологии**: Физиология с/х животных. – М. Наука, 1978.

8. **Сысоев, А.А.** Физиология с/х животных (в рисунках и системах): атлас/ Сысоев, А.А. - М.: Колос, 1974. - 147 с.

9. **Шмидт–Нельсон, К.** Физиология животных: учебник / Т.1 и 2 / Шмидт–Нельсон, К. – М.: Мир, 1982. - 389 с.

Лекция 10

ФИЗИОЛОГИЯ ВЫДЕЛЕНИЯ

10.1. Значение экскреции и функция почек

Выделение (экскреция) – освобождение организма от конечных продуктов обмена, чужеродных веществ и избытка питательных веществ. Главными органами, выполняющими выделительную функцию, являются почки и легкие.
Почки выделяют практически все азотсодержащие вещества, больше половины воды, минеральные соли, избыток питательных веществ, чужеродные вещества.
Легкие удаляют практически весь образующийся в организме углекислый газ, небольшое количество воды, некоторые летучие вещества.
Выделительную функцию кроме почек и легких выполняют также кожа, желудочно-кишечный тракт, слюнные железы и слизистые оболочки.
Железы пищеварительного тракта выделяют соли тяжелых металлов, чужеродные органические соединения, небольшое количество мочевины и мочевой кислоты, лекарственные вещества. Экскреторная функция слюнных желез и всей пищеварительной системы возрастает при нарушении функции почек. При этом заметно увеличивается выведение продуктов обмена белков.
Печень также принимает участие в выделении. С помощью печени через желудочно-кишечный тракт удаляются из крови гормоны и продукты их превращений, продукты обмена гемоглобина, конечные продукты обмена холестерина – желчные кислоты.
Потовые железы играют важную роль в выделении воды. Они выделяют также соли натрия, калия, кальция, мочевину, креатинин, мочевую кислоту, небольшое количество углекислого газа.
Сальные железы выделяют продукты обмена половых гормонов, кортикостероидов, витаминов, ферментов.
Таким образом, многие органы участвуют в процессах выделения, но почка является главным из них.
Функции почек. Функции почек объединяют в четыре основные группы:
1. ***Экскреторная функция*** – выведение продуктов обмена белков (мочевины, мочевой кислоты и креатинина), воды, гормоны и продукты их распада, лекарственные средства, избыток питательных веществ. Экскреторная функция почек выполняется в процессе мочеобразования, которое осуществляется с помощью фильтрации, реабсорбции и секреции.
2. ***Почка участвует в метаболических процессах***. В ней активно идет глюконеогенез – особенно при голодании. Почка участвует в обмене липидов. Почка расщепляет белки, реабсорбируемые из первичной мочи с помощью пиноцитоза, участвуя тем самым в обмене белков. В ней синтезируются важные компоненты клеточных мембран, которые затем поступают в кровь. В почке образуется основное количество аргинина, необходимое для организма. В ней расщепляются пептидные гормоны, образуются аминокислоты аланин и серин, образуются вещества, которые выделяются из организма, унося с собой продукты распада белков, гормонов.
3. ***Почка участвует в регуляции*** pH, осмотического и артериального давления, постоянства ионного состава плазмы крови, регуляции объема внеклеточной жидкости.
4. ***Почка продуцирует*** биологически активные вещества: ренин (активирует ангиотензиноген, который вызывает сужение сосудов), урокиназу (активирует плазминоген, который вызывает фибринолиз), тромбопластин, тромбоксан (способствует агрегации тромбоцитов и сужению сосудов), простациклин (тормозит агрегацию тромбоцитов), эритропоэтин, тромбопоэтин, аденозин.

5. ***Защитная функция почки*** заключается в том, что она обезвреживает чужеродные ядовитые вещества.

10.2. Механизм образования мочи

Мочеобразование – это процесс, который протекает в две фазы.

Первая фаза – фильтрационная. Она протекает в капсуле Шумлянского-Боумена и заключается в образовании первичной мочи. Первичная моча – это плазма крови, лишенная белков. Первичная моча фильтруется из капилляров мальпигиева клубочка в полость капсулы. Для того чтобы была возможна фильтрация, необходима значительная разность давления в сосудах и капсуле. Такое давление в клубочке обеспечивается тем, что почечные артерии отходят непосредственно от брюшной аорты и кровь поступает в эти сосуды под большим давлением. Кроме этого, диаметр приносящего сосуда больше диаметра выносящего. Объем фильтрации может изменяться. Так, например, при повышении систолического артериального давления выше 180 мм рт.ст. объем фильтрации увеличивается. Физическая нагрузка, уменьшает клубочковую фильтрацию. Увеличение онкотического давления плазмы крови препятствует фильтрации согласно закону осмоса.

Вторая фаза – фаза реабсорбции. Фаза реабсорбции – обратного всасывания – идет в проксимальных извитых канальцах нефрона и петле Генле. Моча, которая течет по канальцам и петле нефрона называется *вторичной*. В проксимальных извитых канальцах реабсорбируется до 65 % объема всего фильтрата. Полностью реабсорбируются аминокислоты, глюкоза, витамины, микроэлементы, белки (которые в малых количествах попадают в фильтрат), фосфаты, основная часть бикарбоната, Кроме этого здесь реабсорбируется значительная часть хлора, 50 % мочевины, около 65 % натрия. Совсем не реабсорбируются креатинин и сульфаты. Вещества, которые реабсорбируются полностью называются *пороговыми*, а те которые не реабсорбируются называются *беспороговыми*. Реабсорбция осуществляется с помощью следующих механизмов: 1) вода и мочевина реабсорбируются с помощью осмоса; 2) аминокислоты и глюкоза – посредством натрийзависимого транспорта; 3) белки – пиноцитозом; 4) электролиты – первично-активным и вторично-активным транспортом. Кроме этого проксимальные канальцы выполняют секретирующую функцию.

Петля Генле выполняет функцию создания высокого осмотического давления в мозговом веществе почки. Эта функция осуществляется за счет разности диаметров нисходящего и восходящего колена. Диаметр нисходящего колена меньше диаметра восходящего колена, при этом моча по коленам движется в противоположных направлениях. Таким образом создается давление, которое способствует переходу жидкости в интерстиций, а также способствует движению вторичной мочи. Затем вторичная моча из петли Генли попадает в дистальный извитой каналец. В дистальных извитых канальцах практически заканчивается реабсорбция электролитов и воды. Реабсорбция в этой части нефрона называется факультативной, так как она идет под действием антидиуретического гормона, то есть принудительно. Изотоническая моча из дистальных канальцев переходит в собирательные трубки – конечный отдел нефрона. В собирательных трубках заканчивается формирование небольшого количества (около 1,5 л) концентрированной мочи. В собирательных трубках вторичная моча течет очень медленно, в них реабсорбируются большое количество воды, мочевина и электролиты. В результате образуется конечная моча, которая не содержит сахар, аминокислоты, белок и т.д. Но при этом количество мочевины в ней составляет 2 %, в отличие от 0,03 %, содержащихся в плазме. Конечная моча из лоханки по мочеточникам поступает в мочевой пузырь и затем удаляется из организма. В течение суток человек выделяет от 1,5 до 2 литров конечной мочи.

За 24 часа через почки проходит 800-900 литров крови, из которой образуется 100 литров первичной мочи. Вся плазма крови за сутки очищается 60 раз.

Регуляция процессов мочеобразования. Деятельность почек регулируется 1) вегетативной нервной системой симпатическими волокнами и блуждающим нервом, а также корой больших полушарий через ее влияние на эндокринную систему; 2) гуморальная регуляция осуществляется с помощью следующих гормонов: а) ***вазопрессин*** – гормон гипофиза (осморецепторы дают информацию о содержании солей в крови, если их концентрация повышается, то начинает вырабатываться вазопрессин, который запускает секрецию фермента, стимулирующего канальцевую реабсорбцию); б) ***антидиуретический гормон*** – гормон гипофиза стимулирует обратное всасывание воды; в) ***тироксин*** – гормон щитовидной железы – усиливает мочеобразование; г) ***адреналин*** – гормон надпочечников уменьшает мочеобразование.

Процесс мочевыведения. Моча после прохождения через извитые канальцы по выводным протокам поступает в лоханки, а затем по мочеточникам в мочевой пузырь. Опорожнение мочевого пузыря осуществляется рефлекторно. Симпатическая нервная система способствует накоплению мочи (сжимает сфинктер), а парасимпатическая – выведению мочи (расслабляет круговую мышцу). Центр мочеиспускания находится в крестцовом отделе спинного мозга. На деятельность этого центра оказывают Возбуждающее влияние продолговатый мозг, задний гипоталамус и передний отдел моста, а средний мозг и кора больших полушарий тормозящее.

10.3. Состав конечной мочи

С помощью почек из организма выводятся практически все азотсодержащие продукты обмена белков. С мочой за сутки выделяется 25…35 г мочевины, 0,4…1,2 г азота, 0,5 г аминокислот, 0,5…1,0 г мочевой кислоты, 1,5 г креатинина, 3…6 г натрия, 1,5…3,0 г калия. В норме средняя концентрация азотсодержащих веществ в моче составляет: креатинина 60…100 моль/л, мочевины 5 моль/л, мочевой кислоты 0,25…0,30 ммоль/л, аммиака 0,03…0,08 моль /л. ***Белков и глюкозы в норме в моче нет***. В мочу попадают в небольших количествах производные продуктов гниения белков в кишечнике – фенола, индола и скатола. В конечной моче имеются пигменты, образующиеся из билирубина (уробилиноген). В конечной моче также имеются производные гормонов, витамины, ферменты, электролиты. Плотность мочи составляет 1,005-1,025, осмотическое давление ее составляет 15…16 атм. Физико-химические свойства мочи, ее состав подвержены значительным колебаниям, зависящим главным образом от состава корма, количества принятой жидкости, состояния животного (покой, работа, голод, сытое состояние и т. д.). Моча большинства животных прозрачная, жидкая, желтого цвета. У цельнокопытных моча мутная, слизистая, темно-зеленого цвета вследствие присутствия в ней во взвешенном состоянии мелких кристаллов углекислого кальция. Плотность мочи колеблется от 1,018 до 1,040, осмотическое давление 23…30 мм. рт. ст. Реакция мочи — щелочная. Так например, pH мочи лошади составляет 8,7…7,1; крупного рогатого скота — 8,7, а плотоядных 5,7…7,0. У телят сосунов pH смещено в кислую сторону (5,7), а с возрастом постепенно переходит в щелочную. В моче сельскохозяйственных животных содержится около 96 % воды и 4 % сухого вещества. В состав сухого остатка входят самые разнообразные вещества как органического, так и неорганического происхождения — минеральные соли.

У млекопитающих основным продуктом белкового распада является мочевина (она составляет 90 % всего азота мочи), а у птиц — мочевая кислота. Исследование состава и физико-химических свойств мочи имеет большое значение при определении состояния животного организма, так как оно может дать необходимые сведения по обмену белков, жиров, углеводов и минеральных соединений.

Вопросы для самоконтроля

1) Значение выделительных процессов.
2) Физиологическая роль почек.
3) Механизм образования мочи.
4) Физико-химические свойства мочи.
5) Регуляция мочеобразования и мочеотделения.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. **Практикум по физиологии животных**: Учебное пособие /Лысов, В.Ф., Ипполитова, Т.В., Максимов, В.И., Шевелев, Н.С. / Под ред. Максимова, В.И. – М.: КолосС, 2010. – 303 с.
2. **Сборник заданий к лабораторному практикуму по физиологии и этологии животных**: учебное пособие /Ипполитова, Т.В., Максимов, В.И., Ткаченко, Т.Е., Вальциферова, С.В., Фомина, В.Д., Ветрова, Л.Ю., Любимов, В.Е., Мусиенко, П.М., Хомутинникова, Ю.А., Николаева, Э.Б. – М.: ФГОУ ВПО МГАВМиБ, 2009. – 119 с.
3. **Физиология и этология животных**: Учебник / Лысов, В.Ф. [и др.] – М.: КолосС, 2004. – 568 с. (Учебники и учебные пособия для студентов высших учебных заведений по специальностям «Ветеринария» и «Зоотехния»).
4. **Физиология и этология сельскохозяйственных птиц**: Учебник / Гудин, В.А. [и др.] / Под ред. В.И. Максимова. – СПб.: Изд-во «Лань», 2010. – 336 с.
5. **Этология животных**: Учебник / Лысов, В.Ф. [и др.] / Под ред. В.И. Максимова. – М.: КолосС, 2010. – 296 с.

Дополнительная

1. **Базанова, И.У.** Физиология с/х животных / Базанова, У.И. [и др.]. – М.: Колос, 1991. - 378 с.
2. **Битюков, И.П.** Практикум по физиологии с/х животных / Битюков, И.П. [и др.] - М.: Агропромиздат, 1990. - 123 с.
3. **Георгиевский, В.И.** Физиология с/х животных:учебник / Георгиевский, В.И. - М.: Агропромиздат, 1990. - 510 с.
4. **Грачев, И.И., Галинцев В.П.** Физиология лактации с/х животных: учебник / Грачев, И.И., Галинцев, В.П. - М.: Колос, 1974. - 477 с.
5. **Костин, А.П.** Физиология с/х животных: учебник/ Костин, А.П. [и др.]. - М.: Колос, 1993. - 386 с.
6. **Новицкий, Б.Б.** Поведение с/х животных: учебник / Новицкий, Б.Б. – М.: Колос, 1981.
7. **Руководство по физиологии**: Физиология с/х животных. – М. Наука, 1978.
8. **Сысоев, А.А.** Физиология с/х животных (в рисунках и системах): атлас/ Сысоев, А.А. - М.: Колос, 1974. - 147 с.
9. **Шмидт–Нельсон, К.** Физиология животных: учебник / Т.1 и 2 / Шмидт–Нельсон, К. – М.: Мир, 1982. - 389 с.

Лекция 11

ФИЗИОЛОГИЯ ЭНДОКРИННОЙ СИСТЕМЫ

11.1. Общие представления об эндокринных железах

Железы внутренней секреции – специализированные органы, не имеющие выводных протоков и выделяющие секрет в кровь, церебральную жидкость, лимфу через межклеточные щели.

Эндокринные железы отличаются сложной морфологической структурой с хорошим кровоснабжением, расположены в различных частях организма. Различают две группы эндокринных желез: 1) осуществляющие внешнюю и внутреннюю секрецию со смешанной функцией, (т.е. это половые железы, поджелудочная железа); 2) осуществляющие только внутреннюю секрецию.

Гормоны – химические соединения, обладающие высокой биологической активностью и в малых количествах значительным физиологическим эффектом.

Гормоны транспортируются кровью к органам и тканям, при этом лишь небольшая их часть циркулирует в свободном активном виде.

По химической природе гормоны разделены на три группы:1) стероиды; 2) полипептиды и белки с наличием углеводного компонента и без него; 3) аминокислоты и их производные.

Свойства гормонов, механизм их действия. Выделяют три основных свойства гормонов: 1) дистантный характер действия (органы и системы, на которые действует гормон, расположены далеко от места его образования); 2) строгую специфичность действия (ответные реакции на действие гормона строго специфичны и не могут быть вызваны другими биологически активными агентами); 3) высокую биологическая активность (гормоны вырабатываются железами в малых количествах, эффективны в очень небольших концентрациях, небольшая часть гормонов циркулирует в крови в свободном активном состоянии).

По механизму воздействия клеток с гормонами гормоны делятся на два типа.

Первый тип (стероиды, тиреоидные гормоны) – гормоны относительно легко проникают внутрь клетки через плазматические мембраны и не требуют действия посредника (медиатора).

Второй тип – плохо проникают внутрь клетки, действуют с ее поверхности, требуют присутствия медиатора, их характерная особенность – быстровозникающие ответы.

Выделяют четыре типа воздействия гормонов на организм:1) метаболическое воздействие – влияние на обмен веществ;2) морфогенетическое воздействие – стимуляция образования, дифференциации, роста и метаморфозы;3) пусковое воздействие – влияние на деятельность эффекторов;4) корригирующее воздействие – изменение интенсивности деятельности органов или всего организма.

11.2. Частная физиология желез внутренней секреции

Гормоны передней доли гипофиза Гипофиз занимает особое положение в системе эндокринных желез. Его называют центральной железой, так как за счет его тропных гормонов регулируется деятельность других эндокринных желез. Гипофиз – сложный орган, он состоит из аденогипофиза (передней и средней долей) и нейрогипофиза (задней доли). Гормоны передней доли гипофиза делятся на две группы: гормон роста и пролактин и тропные гормоны (тиреотропин, кортикотропин, гонадотропин).

Гормон роста (соматотропин) принимает участие в регуляции роста, усиливая образование белка. Наиболее выражено его влияние на рост эпифизарных хрящей конечностей, рост костей идет в длину, размеры тех частей тела, которые еще способны расти (акромегалия).

Пролактин способствует образованию молока в альвеолах, но после предварительного воздействия на них женских половых гормонов (прогестерона и эстрогена), продолжительному функционированию желтого тела и выработке им прогестерона.

Ко второй группе гормонов относят: 1) тиреотропный гормон (тиреотропин). Избирательно действует на щитовидную железу, повышает ее функцию; 2) адренокортикотропный гормон (кортикотропин). Стимулирует выработку глюкокортикоидов надпочечниками; 3) гонадотропные гормоны (гонадотропины – фоллитропин и лютропин).

а) фоллитропин (фолликулостимулирующий гормон), стимулирующий рост и развитие фолликула в яичнике. Он незначительно влияет на выработку эстрагенов у самок, у самцов под его влиянием происходит образование сперматозоидов; б) лютеинизирующий гормон (лютропин), стимулирующий рост и овуляцию фолликула с образованием желтого тела. Он стимулирует образование женских половых гормонов – эстрагенов. Лютропин способствует выработке андрогенов у самцов.

Гормоны средней и задней долей гипофиза. В средней доле гипофиза вырабатывается гормон меланотропин (интермедин), который оказывает влияние на пигментный обмен.

Задняя доля гипофиза тесно связана с супраоптическим и паравентрикулярным ядром гипоталамуса. Нервные клетки этих ядер вырабатывают нейросекрет, который транспортируется в заднюю долю гипофиза. Накапливаются гормоны в питуицитах, в этих клетках гормоны превращаются в активную форму. В нервных клетках паравентрикулярного ядра образуется окситоцин, в нейронах супраоптического ядра – вазопрессин.

Вазопрессин выполняет две функции: 1) усиливает сокращение гладких мышц сосудов (тонус артериол повышается с последующим повышением артериального давления); 2) угнетает образование мочи в почках (антидиуретическое действие). Уменьшение образования вазопрессина является причиной возникновения несахарного диабета (несахарного мочеизнурения).

Окситоцин (оцитоцин) избирательно действует на гладкую мускулатуру матки, усиливает ее сокращение. Окситоцин стимулирует выделение молока, усиливается именно выделительная функция, а не его секреция.

Гипоталамическая регуляция образования гормонов гипофиза

Нейроны гипоталамуса вырабатывают нейросекрет. Продукты нейросекреции, которые способствуют образованию гормонов передней доли гипофиза, называются либеринами, а тормозящие их образование – статинами. Поступление этих веществ в переднюю долю гипофиза происходит по кровеносным сосудам.

Симпатический отдел вегетативной нервной системы усиливает выработку тропных гормонов, парасимпатический отдел угнетает.

Гормоны эпифиза, тимуса, паращитовидных желез.

Эпифиз находится над верхними буграми четверохолмия. Значение эпифиза крайне противоречиво. Из его ткани выделены два соединения: 1) мелатонин (принимает участие в регуляции пигментного обмена, тормозит развитие половых функций у молодых животных и действие гонадотропных гормонов у взрослых). 2) гломерулотропин (стимулирует секрецию альдостерона корковым слоем надпочечников).

Тимус (вилочковая железа) – парный дольчатый орган, расположенный в верхнем отделе переднего средостения. Тимус образует несколько гормонов: тимозин, гомеостатический тимусный гормон, тимопоэтин I, II, тимусный гуморальный фактор. Они играют важную роль в развитии иммунологических защитных реакций организма, стимулируя образование антител. Тимус контролирует развитие и распределение лимфоцитов. Секреция гормонов тимуса регулируется передней долей гипофиза.

Паращитовидные железы – парный орган, они расположены на поверхности щитовидной железы. Гормон паращитовидной железы – паратгормон (паратирин).

Паратгормон регулирует обмен Са в организме и поддерживает его постоянный уровень в крови. Паратгормон усиливает рассасывание кости, что приводит к увеличению освобождения ионов Са, регулирует процессы отложения и выхода солей Са в костях.

Гормоны щитовидной железы. Щитовидная железа расположена с обеих сторон трахеи ниже щитовидного хряща, имеет дольчатое строение. Структурной единицей является фолликул, заполненный коллоидом, где находится йодсодержащий белок – тиреоглобулин.

Гормоны щитовидной железы делятся на две группы: 1) йодированные – тироксин, трийодтиронин; 2) тиреокальцитонин (кальцитонин).

Роль йодированных гормонов: 1) влияние на функции ЦНС. Гипофункция ведет к резкому снижению двигательной возбудимости, ослаблению активных и оборонительных реакций; 2) влияние на высшую нервную деятельность. Включаются в процесс выработки условных рефлексов, дифференцировки процессов торможения; 3) влияние на рост и развитие. Стимулируют рост и развитие скелета, половых желез; 4) влияние на обмен веществ. Происходит воздействие на обмен белков, жиров, углеводов, минеральный обмен. Усиление энергетических процессов и увеличение окислительных процессов приводят к повышению потребления тканями глюкозы, что заметно снижает запасы жира и гликогена в печени; 5) влияние на вегетативную систему. Увеличивается число сердечных сокращений, дыхательных движений, повышается потоотделение; 6) влияние на свертывающую систему крови. Снижают способность крови к свертыванию (уменьшают образование факторов свертывания крови), повышают ее фибринолитическую активность (увеличивают синтез антикоагулянтов). Тироксин угнетает функциональные свойства тромбоцитов – адгезию и агрегацию.

Тиреокальцитоцин образуется парафолликулярными клетками щитовидной железы, которые расположены вне железистых фолликул. Он принимает участие в регуляции кальциевого обмена, под его влиянием уровень Са снижается. Тиреокальцитоцин понижает содержание фосфатов в периферической крови.

Тиреокальцитоцин тормозит выделение ионов Са из костной ткани и увеличивает его отложение в ней.

Гормоны поджелудочной железы. Поджелудочная железа – железа со смешанной функцией. Морфологической единицей железы служат островки Лангерганса, преимущественно они расположены в хвосте железы. Бета- клетки островков вырабатывают инсулин, альфа- клетки – глюкагон, дельта- клетки – соматостатин. В экстрактах ткани поджелудочной железы обнаружены гормоны ваготонин и центропнеин.

Инсулин регулирует углеводный обмен, снижает концентрацию сахара в крови, способствует превращению глюкозы в гликоген в печени и мышцах. Он повышает проницаемость клеточных мембран для глюкозы: попадая внутрь клетки, глюкоза усваивается. Инсулин задерживает распад белков и превращение их в глюкозу, стимулирует синтез белка из аминокислот и их активный транспорт в клетку, регулирует жировой обмен путем образования высших жирных кислот из продуктов углеводного обмена, тормозит мобилизацию жира из жировой ткани.

Глюкагон принимает участие в регуляции углеводного обмена, по действию на обмен углеводов он является антагонистом инсулина. Глюкагон расщепляет гликоген в печени до глюкозы, концентрация глюкозы в крови повышается. Глюкагон стимулирует расщепление жиров в жировой ткани.

Физиологическое значение липокаина. Он способствует утилизации жиров за счет стимуляции образования липидов и окисления жирных кислот в печени, он предотвращает жировое перерождение печени.

Функции ваготонина – повышение тонуса блуждающих нервов, усиление их активности.

Функции центропнеина – возбуждение дыхательного центра, содействие расслаблению гладкой мускулатуры бронхов, повышение способности гемоглобина связывать кислород, улучшение транспорта кислорода.

Нарушение функции поджелудочной железы. Уменьшение секреции инсулина приводит к развитию сахарного диабета, основными симптомами которого являются гипергликемия, глюкозурия, полиурия (до 10 л в сутки), полифагия (усиленный аппетит), полидиспепсия (повышенная жажда).

Гормоны надпочечников. Надпочечники – парные железы, расположенные над верхними полюсами почек. Они имеют важное жизненное значение. Различают два типа гормонов: гормоны коркового слоя и гормоны мозгового слоя.

Гормоны коркового слоя длятся на три группы:

1) глюкокортикоиды (гидрокортизон, кортизон, кортикостерон);
2) минералокортикоиды (альдестерон, дезоксикортикостерон);
3) половые гормоны (андрогены, эстрогены, прогестерон).

Глюкокортикоиды синтезируются в пучковой зоне коры надпочечников. По химическому строению гормоны являются стероидами, образуются из холестерина, для синтеза необходима аскорбиновая кислота.

Глюкокортикоиды влияют на обмен углеводов, белков и жиров, усиливают процесс образования глюкозы из белков, повышают отложение гликогена в печени, по своему действию являются антагонистами инсулина.

Глюкокортикоиды оказывают катаболическое влияние на белковый обмен, вызывают распад тканевого белка и задерживают включение аминокислот в белки.

Гормоны обладают противовоспалительным действием, что обусловлено снижением проницаемости стенок сосуда при низкой активности фермента гиалуронидазы., которые стимулируют воспалительный процесс.

Глюкокортикоиды оказывают влияние на выработку защитных антител: гидрокортизон подавляет синтез антител, тормозит реакцию взаимодействия антитела с антигеном.

Глюкокортикоиды оказывают выраженное влияние на кроветворные органы: 1) увеличивают количество эритроцитов за счет стимуляции красного костного мозга; 2) приводят к обратному развитию вилочковой железы и лимфоидной ткани, что сопровождается уменьшением количества лимфоцитов.

Минералокортикоиды

Минералокортикоиды образуются в клубочковой зоне коры надпочечников и принимают участие в регуляции минерального обмена. К ним относятся альдостерон и дезоксикортикостерон. Они усиливают обратное всасывание ионов Na в почечных канальцах и уменьшают обратное всасывание ионов K, что приводит к повышению ионов Na в крови и тканевой жидкости и увеличению в них осмотического давления. Это вызывает задержку воды в организме и повышение артериального давления.

Минералокортикоиды способствуют проявлению воспалительных реакций за счет повышения проницаемости капилляров и серозных оболочек. Они принимают участие в регуляции тонуса кровеносных сосудов. Альдостерон обладает способностью увеличивать тонус гладких мышц сосудистой стенки, что приводит к повышению величины кровяного давления. При недостатке альдостерона развивается гипотония.

Половые гормоны (андрогены, эстрогены, прогестерон) образуются в сетчатой зоне коры надпочечников. Они имеют большое значение в развитии половых органов в раннем возрасте, когда внутрисекреторная функция половых желез незначительна. Оказывают анаболическое действие на белковый обмен: повышают синтез белка за счет увеличенного включения в его молекулу аминокислот.

При гипофункции коры надпочечников возникает заболевание – бронзовая болезнь, или аддисонова болезнь. Признаками этого заболевания являются: бронзовая окраска кожи, особенно на руках шее, лице, повышенная утомляемость, потеря аппетита, появление тошноты и рвоты. Больной становится чувствителен к боли и холоду, более восприимчив к инфекции.

При гиперфункции коры надпочечников (причиной которой чаще всего является опухоль) происходит увеличение образования гормонов, отмечается преобладание синтеза половых

гормонов над другими, поэтому у больных начинают резко изменяться вторичные половые признаки. У женщин наблюдается проявление вторичных мужских половых признаков, у мужчин – женских.

Гормоны мозгового слоя надпочечников Мозговой слой надпочечников вырабатывает гормоны, относящиеся к катехоламинам. Основной гормон – адреналин, вторым по значимости является предшественник адреналина – норадреналин. Хромаффиновые клетки мозгового слоя надпочечников находятся и в других частях организма (на аорте, у места разделения сонных артерий и т. д.), они образуют адреналовую систему организма. Мозговой слой надпочечников – видоизмененный симпатический ганглий.

Значение адреналина и норадреналина. Адреналин выполняет функцию гормона, он поступает в кровь постоянно, при различных состояниях организма (кровопотере, стрессе, мышечной деятельности) происходит увеличение его образования и выделения в кровь.

Адреналин влияет на углеродный обмен, ускоряет расщепление гликогена в печени и мышцах, расслабляет бронхиальные мышцы, угнетает моторику ЖКТ и повышает тонус его сфинктеров, повышает возбудимость и сократимость сердечной мышцы. Он повышает тонус кровеносных сосудов, действует сосудорасширяюще на сосуды сердца, легких и головного мозга. Адреналин усиливает работоспособность скелетных мышц.

Повышение активности адреналовой системы происходит под действием различных раздражителей, которые вызывают изменение внутренней среды организма. Адреналин блокирует эти изменения.

Адреналин – гормон короткого периода действия, он быстро разрушается моноаминоксидазой. Это находится в полном соответствии с тонкой и точной центральной регуляцией секреции этого гормона для развития приспособительных и защитных реакций организма.

Норадреналин выполняет функцию медиатора, он входит в состав симпатина – медиатора симпатической нервной системы, он принимает участие в передаче возбуждения в нейронах ЦНС.

Эндокринные функции половых желез. Половые железы (семенники самцов, яичники у самок) относятся к железам со смешанной функцией, внутрисекреторная функция проявляется в образовании и секреции половых гормонов, которые непосредственно поступают в кровь.

Мужские половые гормоны – андрогены образуются в интерстициальных клетках семенников (клетки Лейдига). Различают два вида андрогенов – тестостерон и андростерон.

Андрогены стимулируют рост и развитие полового аппарата, мужских половых признаков и появление половых рефлексов.

Они контролируют процесс созревания сперматозоидов, способствуют сохранению их двигательной активности, проявлению полового инстинкта и половых поведенческих реакций, увеличивают образование белка, особенно в мышцах, уменьшают содержание жира в организме. При недостаточном количестве андрогена в организме нарушаются процессы торможения в коре больших полушарий.

Эстрогены образуются в фолликулах яичника. Синтез эстрогенов осуществляется оболочкой фолликула, прогестерона – желтым телом яичника, которое развивается на месте лопнувшего фолликула.

Эстрогены стимулируют рост матки, влагалища, труб, вызывают разрастание эндометрия, способствуют развитию вторичных женских половых признаков, проявлению половых рефлексов, усиливают сократительную способность матки, повышают ее чувствительность к окситоцину, стимулируют рост и развитие молочных желез.

Прогестерон обеспечивает процесс нормального протекания беременности, способствует разрастанию слизистой эндометрия, имплантации оплодотворенной яйцеклетки в эндометрий, тормозит сократительную способность матки, уменьшает ее

чувствительность к окситоцину, тормозит созревание и овуляцию фолликула за счет угнетения образования лютропина гипофиза.

Гормоны плаценты. Плацента – уникальное образование, которое связывает материнский организм с плодом. Она выполняет многочисленные функции, в том числе метаболическую и гормональную. Она синтезирует гормоны двух групп:

1) белковые – хорионический гонадотропин (ХГ), плацентарный лактогенный гормон (ПЛГ), релаксин;
2) стероидные – прогестерон, эстрогены.

Функции ХГ – увеличение роста фолликулов, образование желтого тела, стимулирование выработки прогестерона. Защитная функция заключается в способности предотвращать отторжение зародыша организмом матери. ХГ обладает антиаллергическим действием.

ПЛГ начинает секретироваться с шестой недели беременности и прогрессивно увеличивается. Он влияет на молочные железы подобно пролактину гипофиза, на белковый обмен (повышает синтез белка в организме матери). Одновременно возрастает содержание свободных жирных кислот, повышается устойчивость к действию инсулина.

Релаксин секретируется на поздних стадиях развития беременности, расслабляет связки лонного сочленения, снижает тонус матки и ее сократимость.

Прогестерон синтезируется желтым телом до четвертой– шестой недели беременности, в дальнейшем в этот процесс включается плацента, процесс секреции прогрессивно нарастает. Прогестерон вызывает расслабление матки, снижение ее сократимости и чувствительность к эстрогенам и окситоцину, накопление воды и электролитов, особенно внутриклеточного натрия. Эстрогены и прогестерон способствуют росту, растяжению матки, развитию молочных желез и лактации.

11.3. Тканевые гормоны и антигормоны

Тканевые гормоны - биологически активные вещества, действующие в месте своего образования, не поступающие в кровь. Простагландины образуются в микросомах всех тканей, принимают участие в регуляции секреции пищеварительных соков, изменении тонуса гладких мышц сосудов и бронхов, процесса агрегации тромбоцитов. К тканевым гормонам, регулирующим местное кровообращение, относят гистамин (расширяет сосуды) и серотонин (обладает прессорным действием). Тканевыми гормонами считают медиаторы нервной системы – норадреналин и ацетилхолин.

Антигормоны – вещества, обладающие противогормональной активностью. Их образование происходит при длительном введении гормона в организм извне. Каждый антигормон обладает выраженной видовой специфичностью и блокирует действие того вида гормона, на который выработался. Он появляется в крови спустя 1…3 месяца после введения гормона и исчезает через 3…9 месяцев после последней инъекции гормона.

Вопросы для самоконтроля

1) Классификация желез внутренней секреции.
2) Гормоны значение, механизм действия, свойства.
3) Частная физиология желез внутренней секреции.
4) Тканевые гормоны. Простагландины.
5) Антигормоны
6) Применение гормональных препаратов в практике животноводства.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. **Практикум по физиологии животных**: Учебное пособие /Лысов, В.Ф., Ипполитова, Т.В., Максимов, В.И., Шевелев, Н.С. / Под ред. Максимова, В.И. – М.: КолосС, 2010. – 303 с.

2. **Сборник заданий к лабораторному практикуму по физиологии и этологии животных**: учебное пособие /Ипполитова, Т.В., Максимов, В.И., Ткаченко, Т.Е., Вальциферова, С.В., Фомина, В.Д., Ветрова, Л.Ю., Любимов, В.Е., Мусиенко, П.М., Хомутинникова, Ю.А., Николаева, Э.Б. – М.: ФГОУ ВПО МГАВМиБ, 2009. – 119 с.

3. **Физиология и этология животных**: Учебник / Лысов, В.Ф. [и др.] – М.: КолосС, 2004. – 568 с. (Учебники и учебные пособия для студентов высших учебных заведений по специальностям «Ветеринария» и «Зоотехния»).

4. **Физиология и этология сельскохозяйственных птиц**: Учебник / Гудин, В.А. [и др.] / Под ред. В.И. Максимова. – СПб.: Изд-во «Лань», 2010. – 336 с.

5. **Этология животных**: Учебник / Лысов, В.Ф. [и др.] / Под ред. В.И. Максимова. – М.: КолосС, 2010. – 296 с.

Дополнительная

1. **Базанова, И.У.** Физиология с/х животных / Базанова, У.И. [и др.]. – М.: Колос, 1991. - 378 с.

2. **Битюков, И.П.** Практикум по физиологии с/х животных / Битюков, И.П. [и др.] - М.: Агропромиздат, 1990. - 123 с.

3. **Георгиевский, В.И.** Физиология с/х животных:учебник / Георгиевский, В.И. - М.: Агропромиздат, 1990. - 510 с.

4. **Грачев, И.И., Галинцев В.П.** Физиология лактации с/х животных: учебник / Грачев, И.И., Галинцев, В.П. - М.: Колос, 1974. - 477 с.

5. **Костин, А.П.** Физиология с/х животных: учебник/ Костин, А.П. [и др.]. - М.: Колос, 1993. - 386 с.

6. **Новицкий, Б.Б.** Поведение с/х животных: учебник / Новицкий, Б.Б. – М.: Колос, 1981.

7. **Руководство по физиологии**: Физиология с/х животных. – М. Наука, 1978.

8. **Сысоев, А.А.** Физиология с/х животных (в рисунках и системах): атлас/ Сысоев, А.А. - М.: Колос, 1974. - 147 с.

9. **Шмидт–Нельсон, К.** Физиология животных: учебник / Т.1 и 2 / Шмидт–Нельсон, К. – М.: Мир, 1982. - 389 с.

Лекция 12

ЛАКТАЦИЯ

12.1 Понятие о лактации.

Под ***лактацией*** понимают сложный физиологический процесс образования, накопления и выведения молока из молочных желёз у млекопитающих животных.

Лактацией также называют период, в течение которого животное лактирует, т.е. образует молоко. Длительность лактации у различных животных неодинакова: у коров – 300-305 дней; у кобыл – 210-240; у свиней – 60 дней; у овец – 120 дней; у крольчихи – 30 дней.

В секреции молочной железы принято различать два периода:

А) лактогенез – период секреторной деятельности сразу же после родов (наступление лактации);

Б) лактопоэз – процесс секреции молока в течение установившейся лактации.

Молочная железа – относится к экзокринным железам. Они являются вторичным половым признаком, отличающим млекопитающих от других классов животных.

Молочная железа, являясь производным кожи, состоит из следующих структурных элементов:

- эпителия – секреторная функция;
- мышечной ткани – локомоторная функция;
- соединительной ткани – опорная функция;
- кровеносные и лимфососуды – трофическая функция;
- нервы – регуляторная функция.

Полного развития все железы достигают лишь у хищников, свиней и некоторых грызунов. У остальных животных окончательное развитие получают 2 пары желез.

Они состоят из альвеол, молочных ходов, молочных протоков, цистерны. Каждая железа заканчивается соском. Не имеют сосков молочные железы ехидны и утконоса.

Полости, образованные альвеолами, протоками, цистернами, называют ***ёмкостной системой железы.***

Доли вымени состоят из долек, а дольки из ***альвеол,*** которые считаются ***морфофункциональной единицей молочной железы***. Их стенка состоит из 3-х слоёв:

А) внутреннего из железистых и эпителиальных секретирующих клеток;

Б) среднего из клеток мио эпителия;

В) наружного из волокнистой соединительной ткани.

Размер альвеол невелик 0,1-0,3 до 0,8 мм в диаметре. Они изнутри выстланы однослойным секреторным эпителием, так же, как и узкие молочные ходы, по которым молоко стекает в более внутридольковые протоки. В дольку входит 150-200 альвеол.

Альвеолы располагаются радиально вокруг протоков. У каждой дольки имеется центральный проток. Крупные протоки, собирающие секрет от 5-20 долек открываются в молочную цистерну (пазуху), нижний отдел которой называется сосковой цистерной.

По структуре молочная железа может быть железистой, железисто – соединительнотканной или жировой (мясистой) в зависимости от соотношения тканей стромы и паренхимы.

Лучшим соотношением для высокой молочной продуктивности считается 70-80% железистого и 20-30% соединитель ной и жировой ткани.

Секреция молока осуществляется в клетках секреторного эпителия альвеол и клетках эпителия, выстилающего молочные ходы. После заполнения альвеол и мельчайших протоков железы, молоко начинает переходить в цистерны, где оно накапливается в количествах, зависящих от ёмкости железы и др. факторов.

Секреторная функция выполняется эпителиальными клетками альвеол и мелких протоков, моторная – процесс накопления молока и выведение его в цистерны и отдача при доении всем аппаратом вымени.

12.2 Процесс молокообразования.

Молоко является сложным секретом молочной железы. О том, что образование молока процесс секреторный, а не результат простой фильтрации составных частей крови, свидетельствуют 2 факта:

А) различный качественный состав молока и крови. Наличие в молоке веществ, отсутствующих в крови.

Б) различный количественный состав, входящих молоко и кровь компонентов. Молоко коровы содержит в 90-95 раз больше сахара, в 20 – жира, в 14 – Ca, в 9 – K, меньше в 2 раза белков, в 7 – Na.

Считают, что каждая эпителиальная клетка производит молоко со всеми его составными частями и нет специальных клеток для синтеза отдельно казеина, жира, сахара.

Ряд веществ не синтезируются в железе и переходят в неё из крови без изменений. К таким веществам относятся витамины, минеральные соли. Клетки эпителия в этом случае играют роль «контрольно – пропускных» пунктов, пропуская из крови в молоко одни вещества и преграждая путь другим.

Секреция молока железистыми клетками осуществляется по следующим типам:

А) мерокриновому (meros – часть; krino – отдельно) – не сопровождается гибелью или отторжением участка клеток и не приводит к заметным нарушениям их жизнедеятельности, секрет выходит через отверстия (поры) в клеточной оболочке или выходит через неповреждённую оболочку

Б) апокриновому (apo – сверху) – при этом типе апикальный конец клетки вытягивается в просвет альвеолы и отделяется – клетка становится короче, после чего клетка вновь растёт;

В) голокриновый тип (holos – целый) – клетка гибнет, а оставшиеся интенсивно размножаются.

Г) леммокриновому – промежуточный между апо и мерокриновому, отдельная часть мембран. Считают, что в начале лактации преобладает мерокриновый, в разгар лактации – апокриновый, и в конце – голокриновый тип.

Молоко – биологическая жидкость, состоящая из плазмы (дисперсная среда) и мельчайших частиц различных веществ (дисперсная фаза).

Наиболее изученным является молоко коров. Вязкая жидкость, белого цвета с желтоватым оттенком, плотность 1,027-1,032, tº кипения 100,2 ºC, замерзания -0,55-0,57º. Оно включает 82-89 % воды, 11-18% сухого вещества. В состав сухого вещества входят: жир (2,8-6%)- с низкомолекулярными ж.к.: масляная, капроновая, каприловая в виде эмульсии, лецитин, кефалин, холестерин; белки (2-5%)- казеин, лактоальбумин (пластические), лактоглобулин (защитная функция), сахар (4-5,5%)- лактоза из глюкозы и галактозы; лимонная кислота(0,1-0,2%), амиды: мочевина, пуриновые основания, аминокислоты,NH_3, соли: NaCl,KCl,KH_2PO_4, лимоннокислый Ca,Mg_2HPO_4,Ca+ казеин; ферменты – пероксидаза, каталаза, липаза, фосфатаза, лактаза, протеиназа, пептидаза, редуктаза, гормоны, витамины A,D,E,B,B2,B12,C,PP. Вообще в молоке насчитывают более 100 веществ, полезных для организма.

Азотсодержащие соединения состоят из казеина (2-4%), глобулина(0,1%), альбумина (0,2-0,6) и небелковых азотистых соединений (0,05-0,2%).

Наиболее богатым питательными веществами является молозиво (молоко 7-10 дней лактации). Оно содержит больше всего сухого вещества (24,6%), жира (5,4%),белка(15,8%), солей (1,2%), витаминов A, D, E и др. От молока оно отличается наличием иммунных тел, связанных с гамма глобулинами, лизоцима, ферментов, а также форменных элементов (лейкоцитов).

Интересно отметить, что появление в крови антител у новорожденных связано с потреблением молозива. Аналогичная картина наблюдается и в появлении в слюне и слезах лизоцима, обладающего бактерицидным действием.

Предшественники молока. Жир молока образуется из нейтрального жира и жирных кислот плазмы крови. У жвачных, кроме этого, источником молочного жира служат углеводы и продукты их расщепления в рубце (ЛЖК и в частности уксусная кислота).
У животных с однокамерным желудком жир молока также синтезируется в печени из углеводов и белков кормов. У них глюкоза и без азотистые остатки белков непосредственно используются для синтеза жира молока.
У жвачных глюкоза крови превращается в молочной железе в глицерин, а ирные кислоты образуются из уксусной кислоты.
Казеин – основной белок молока синтезируется из свободных аминокислот, полипептидов.
Альбумины и глобулины – из аминокислот, полипептидов и белков плазмы.
Лактоза – молочный сахар синтезируется из глюкозы крови. При этом глюкоза соединяется с фосфорилированной галактозой (образующейся из глюкозы).
Большая роль в создании предшественников молока принадлежит печени, в которой происходит перестройка питательных веществ, поступающих из пищеварительного тракта через воротную вену.

Как указывалось выше, витамины и мин. вещества переходят в молоко из крови без изменений.

Следовательно, состав молока зависит от состава рациона, переваривания питательных веществ, синтетических процессов в печени, запаса ряда компонентов в организме, состояния всего организма животного.

12.3 Молоковыведение и молокоотдача.

Если молокообразование относится к секреторной функции, то молокоотдача и молоко выведение является моторной функцией молочной железы. Между секреторной и моторной функциями существует тесная связь. Неполное выдаивание тормозит секрецию молока и, наоборот, правильно организованное регулярное доение стимулирует в известной мере секреторный процесс. Моторная функция молочной железы осуществляется путём молоковыведения и молокоотдачи.

Молоковыведение – переход молока в период между доениями из альвеол в цистерны за счёт сокращения миоэпителия альвеол и одновременного расслабления «сфинктеров». Импульсы, вызывающие указанные процессы, могут идти с интерорецепторов, экстерорецепторов (кожи сосков, вымени). Молоковыведение способствуют и выработка условных рефлексов (приближение доярки, посуда).

Молокоотдача – сложенная рефлекторная реакция двигательного аппарата вымени на адекватные раздражения кожи сосков и вымени, ведущая к изгнанию молока из альвеолярного в цистеральный отдел в процессе доения, в результате которого молоко полнее высасывается или выдаивается из молочной железы.

Рефлекторный процесс молокоотдачи протекает в две фазы: нервную и нейро – гуморальную.

Нервная фаза связана с непосредственным влиянием эффекторных нервов на гладкие мышцы протоков, молочной цистерны и сосков. Рефлекторная дуга в этом случае следующая: рецепторы сосков – афферентные нервы (семенной нерв) – спинной мозг (поясничный отдел) →в нём нервные сигналы раздваиваются, направляясь по разным путям; одни по проводящим идут к головному мозгу, а другие по двигательным волокнам возвращаются к молочной железе к мышечным элементам цистерны. В результате этого происходит расслабление цистерны, увеличение её объёма, т.е. цистерны и крупные протоки как бы подготавливаются к приёму молока из альвеол и мелких протоков, которое поступит в них через несколько секунд.

Назначение этой фазы сводится к предохранению нежной альвеолярной ткани от большого давления, которое возникает в железе в следующую фазу молокоотдачи.

Вторая фаза (нейрогуморальная) – связана с влиянием гормона задней доли гипофиза *окситоцина* на миоэпителий альвеол и мелких протоков, который вызывает сокращение его, повышает вследствие этого давление в полостях железы и «изгоняет» таким образом, молоко из альвеол и мелких протоков в крупные протоки и молочные цистерны, т.е. способствует отдаче молока.

Нервные импульсы, достигнув гипоталамуса, передаются в к.б.п. головного мозга, где происходит анализ. Т.о. во второй фазе молокоотдачи возбуждение к головному мозгу идёт по нервному пути, а к железе гормон направляется по кровеносному руслу, т.е. гуморальным путём. Поэтому эта фаза и носит название нейро – гуморальной.

Окситоцин, выделившийся из гипофиза с кровью приносится к вымени через 21-26 секунд (латентный период молокоотдачи), поэтому, т.к. «припуск» молока у коровы наступает не сразу, а спустя 35-40 секунд после начала доения. Функция окситоцина только сократительная, двигательная. Причём, циркулируя в крови, он вызывает периодическое сокращение и расслабление миоэпителия альвеол и поступление молока из них в цистерну толчками от 3 до 8 раз/мин.

В крови окситоцин довольно быстро разрушается антигормоном окситоцинозой, поэтому нужная для молокоотдачи его концентрация в крови поддерживается до 5 минут, самое большее 7-12 минут. Его же разрушение приводит к расслаблению альвеол и прекращению молокоотдачи. Вызвать вторично рефлекс молокоотдачи в эту дойку невозможно. Полноценный рефлекс молокоотдачи можно вызвать лишь через 4 часа после дойки. Вышеизложенное очень важно учитывать при организации доения коров.

Торможение молокоотдачи может наступить при болевых раздражениях чувствительных нервов молочной железы (трещины сосков и др.) и других участков тела, при нарушении стереотипа доения (условия, доярки, время), т.е. торможение условно рефлекторной молокоотдачи, при испуге (под влиянием адреналина суживаются сосуды).

12.4 Регуляция молокообразования и молокоотдачи.

Регуляция секреции и молокоотдачи осуществляется нейро – гуморальным путём.

В настоящее время считают, что существует ***гипотетический лактационный центр,*** включающий в себя нервные образования, расположенные в спинном, продолговатом, промежуточном мозге, а также в больших полушариях. Он существует так же, как пищевой, дыхательный.

Назначением лактационного центра является подготовка молочной железы к лактации, пуск в ход секреторного процесса, периодическое осуществление акта выведения молока, поддерживание секреции молока на определённом уровне и прекращение функции молочной железы.

Причём под лактационным центром понимают сложную систему мозговых структур, находящихся на различных уровнях ЦНС.

Спинной мозг – грубая регуляция двигательных функций.

Продолговатый мозг – вероятно, регуляция кровообращения.

Гипоталамус – координация работы молочной железы с другими системами.

Кора б.п. – регуляция секреции и выделения молока координируется со сложными поведенческими реакциями организма в связи с условиями среды.

Вопросы для самоконтроля

1) Как осуществляется синтез молока, его составных частей?
2) В чем заключаются различия между молозивом и молоком?
3) Породные и видовые различия состава молока.
4) Регуляция молокообразования и рефлекс молокоотдачи.

5) Почему происходит торможение лактации и как можно стимулировать лактогенез?
6) Особенности машинного доения коров, кобыл и других животных. Факторы, способствующие полноте выдаивания и раздою первотелок.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. **Практикум по физиологии животных**: Учебное пособие /Лысов, В.Ф., Ипполитова, Т.В., Максимов, В.И., Шевелев, Н.С. / Под ред. Максимова, В.И. – М.: КолосС, 2010. – 303 с.

2. **Сборник заданий к лабораторному практикуму по физиологии и этологии животных**: учебное пособие /Ипполитова, Т.В., Максимов, В.И., Ткаченко, Т.Е., Вальциферова, С.В., Фомина, В.Д., Ветрова, Л.Ю., Любимов, В.Е., Мусиенко, П.М., Хомутинникова, Ю.А., Николаева, Э.Б. – М.: ФГОУ ВПО МГАВМиБ, 2009. – 119 с.

3. **Физиология и этология животных**: Учебник / Лысов, В.Ф. [и др.] – М.: КолосС, 2004. – 568 с. (Учебники и учебные пособия для студентов высших учебных заведений по специальностям «Ветеринария» и «Зоотехния»).

4. **Физиология и этология сельскохозяйственных птиц**: Учебник / Гудин, В.А. [и др.] / Под ред. В.И. Максимова. – СПб.: Изд-во «Лань», 2010. – 336 с.

5. **Этология животных**: Учебник / Лысов, В.Ф. [и др.] / Под ред. В.И. Максимова. – М.: КолосС, 2010. – 296 с.

Дополнительная

1. **Базанова, И.У.** Физиология с/х животных / Базанова, У.И. [и др.]. – М.: Колос, 1991. - 378 с.

2. **Битюков, И.П.** Практикум по физиологии с/х животных / Битюков, И.П. [и др.] - М.: Агропромиздат, 1990. - 123 с.

3. **Георгиевский, В.И.** Физиология с/х животных:учебник / Георгиевский, В.И. - М.: Агропромиздат, 1990. - 510 с.

4. **Грачев, И.И., Галинцев В.П.** Физиология лактации с/х животных: учебник / Грачев, И.И., Галинцев, В.П. - М.: Колос, 1974. - 477 с.

5. **Костин, А.П.** Физиология с/х животных: учебник/ Костин, А.П. [и др.]. - М.: Колос, 1993. - 386 с.

6. **Новицкий, Б.Б.** Поведение с/х животных: учебник / Новицкий, Б.Б. – М.: Колос, 1981.

7. **Руководство по физиологии**: Физиология с/х животных. – М. Наука, 1978.

8. **Сысоев, А.А.** Физиология с/х животных (в рисунках и системах): атлас/ Сысоев, А.А. - М.: Колос, 1974. - 147 с.

9. **Шмидт–Нельсон, К.** Физиология животных: учебник / Т.1 и 2 / Шмидт–Нельсон, К. – М.: Мир, 1982. - 389 с.

Лекция 13

ФИЗИОЛОГИЯ ЦЕНТРАЛЬНОЙ НЕРВНОЙ СИСТЕМЫ

13.1. Основные принципы функционирования ЦНС

Основным принципом функционирования ЦНС является процесс регуляции, управления физиологическими функциями, которые направлены на поддержание постоянства свойств и состава внутренней среды организма. ЦНС обеспечивает оптимальные взаимоотношения организма с окружающей средой, устойчивость, целостность, оптимальный уровень жизнедеятельности организма.

Нервный процесс регуляции предусматривает управление изменения физиологических функций по нервным волокнам при помощи потенциала возбуждения под влиянием передачи информации.

Характерные особенности: 1) является более поздним продуктом эволюции; 2) обеспечивает быструю регуляцию; 3) имеет точного адресата воздействия; 4) осуществляет экономичный способ регуляции; 5) обеспечивает высокую надежность передачи информации.

Нервная система представляет собой совокупность нервных клеток, или нейронов.

По локализации различают: 1) центральный отдел – головной и спинной мозг; 2) периферический – отростки нервных клеток головного и спинного мозга.

По функциональным особенностям различают: 1) соматический отдел, регулирующий двигательную активность; 2) вегетативный, регулирующий деятельность внутренних органов, желез внутренней секреции, сосудов, трофическую иннервацию мышц и самой ЦНС.

Функции нервной системы: 1) интегративно-координационная функция. Обеспечивает функции различных органов и физиологических систем, согласует их деятельность между собой; 2) обеспечение тесных связей организма человека с окружающей средой на биологическом и социальном уровнях; 3) регуляция уровня обменных процессов в различных органах и тканях, а также в самой себе; 4) обеспечение психической деятельности высшимие отделами ЦНС.

Структурной и функциональной единицей нервной ткани является нервная клетка – нейрон.

Нейрон – специализированная клетка, которая способна принимать, кодировать, передавать и хранить информацию, устанавливать контакты с другими нейронами, организовывать ответную реакцию организма на раздражение.

Функционально в нейроне выделяют: 1) воспринимающую часть (дендриты и мембрану сомы нейрона); 2) интегративную часть (сому с аксоновым холмиком); 3) передающую часть (аксонный холмик с аксоном).

Воспринимающая часть. Дендриты – основное воспринимающее поле нейрона.Сома нейрона (тело нейрона) выполняет наряду с информационной и трофическую функцию относительно своих отростков и синапсов.

Сома обеспечивает рост дендритов и аксонов. Сома нейрона заключена в многослойную мембрану, которая обеспечивает формирование и распространение электротонического потенциала к аксонному холмику.

Аксон – вырост цитоплазмы, приспособленный для проведения информации, которая собирается дендритами и перерабатывается в нейроне. Аксон дендритной клетки имеет постоянный диаметр и покрыт миелиновой оболочкой, которая образована из глии, у аксона разветвленные окончания, в которых находятся митохондрии и секреторные образования.

Функции нейронов: 1) генерализация нервного импульса; 2) получение, хранение и передача информации; 3) способность суммировать возбуждающие и тормозящие сигналы (интегративная функция).

Виды нейронов: 1) по локализации:а) центральные (головной и спинной мозг); б) периферические (мозговые ганглии, черепные нервы); 2) в зависимости от функции:а) афферентные (чувствительные), несущие информацию от рецепторов в ЦНС; б) вставочные (коннекторные), в элементарном случае обеспечивающие связь между афферентным и эфферентным нейронами; в) эфферентные. 3) в зависимости от функций: а) возбуждающие; б) тормозящие; 4) в зависимости от биохимических особенностей, от природы медиатора; 5) в зависимости от качества раздражителя, который воспринимается нейроном: а) мономодальный; б) полимодальные.

Рефлекторная дуга, ее компоненты, виды, функции Деятельность организма – закономерная рефлекторная реакция на стимул. Рефлекс – реакция организма на раздражение рецепторов, которая осуществляется с участием ЦНС. Структурной основой рефлекса является рефлекторная дуга.

Рефлекторная дуга – последовательно соединенная цепочка нервных клеток, которая обеспечивает осуществление реакции, ответа на раздражение.

Рефлекторная дуга состоит из шести компонентов: рецепторов, афферентного (чувствительного) пути, рефлекторного центра, эфферентного (двигательного, секреторного) пути, эффектора (рабочего органа), обратной связи.

Рефлекторные дуги могут быть двух видов: 1) простые – моносинаптические рефлекторные дуги (рефлекторная дуга сухожильного рефлекса), состоящие из 2 нейронов (рецепторного (афферентного) и эффекторного), между ними имеется 1 синапс; 2) сложные – полисинаптические рефлекторные дуги. В их состав входят 3 нейрона (их может быть и больше) – рецепторный, один или несколько вставочных и эффекторный.

Представление о рефлекторной дуге как о целесообразном ответе организма диктует необходимость дополнить рефлекторную дугу еще одним звеном – петлей обратной связи. Этот компонент устанавливает связь между реализованным результатом рефлекторной реакции и нервным центром, который выдает исполнительные команды. При помощи этого компонента происходит трансформация открытой рефлекторной дуги в закрытую.

Координационная деятельность. (КД) ЦНС представляет собой согласованную работу нейронов ЦНС, основанную на взаимодействии нейронов между собой.

Функции КД: 1) обеспечивает четкое выполнение определенных функций, рефлексов; 2) обеспечивает последовательное включение в работу различных нервных центров для обеспечения сложных форм деятельности; 3) обеспечивает согласованную работу различных нервных центров (при акте глотания в момент глотания задерживается дыхание, при возбуждении центра глотания тормозится центр дыхания).

Взаимодействие процессов возбуждения и торможения в ЦНС.

Торможение – активный процесс, возникающий при действии раздражителей на ткань, проявляется в подавлении другого возбуждения, функционального отправления ткани нет. Торможение может развиваться только в форме локального ответа.

Выделяют два типа торможения:

1) первичное. Для его возникновения необходимо наличие специальных тормозных нейронов. Торможение возникает первично без предшествующего возбуждения под воздействием тормозного медиатора.

2) вторичное. Не требует специальных тормозных структур, возникает в результате изменения функциональной активности обычных возбудимых структур, всегда связано с процессом возбуждения.

Торможение лежит в основе координации движений, обеспечивает защиту центральных нейронов от перевозбуждения. Торможение в ЦНС может возникать при одновременном поступлении в спинной мозг нервных импульсов различной силы с нескольких

раздражителей. Более сильное раздражение тормозит рефлексы, которые должны были наступать в ответ на более слабые.

13.2. Физиология различных разделов ЦНС

Физиология спинного мозга. Спинной мозг – наиболее древнее образование ЦНС. Характерная особенность строения – сегментарность.

Нейроны спинного мозга образуют его серое вещество в виде передних и задних рогов. Они выполняют рефлекторную функцию спинного мозга.

Белое вещество спинного мозга образовано миелиновыми волокнами (короткими и длинными) и выполняет проводниковую роль.

Спинной мозг выполняет рефлекторную и проводниковую функции.

Рефлекторная функция позволяет реализовать все двигательные рефлексы тела, рефлексы внутренних органов, терморегуляции и т. д. Рефлекторные реакции зависят от места, силы раздражителя, площади рефлексогенной зоны, скорости проведения импульса по волокнам, от влияния головного мозга.

Проводниковая функция обеспечивает связь нейронов спинного мозга друг с другом или с вышележащими отделами ЦНС.

Физиология заднего и среднего мозга. Структура заднего мозга.

1. V–XII пара черепных нервов.
2. Вестибулярные ядра.
3. Ядра ретикулярной формации.

Основные функции заднего мозга проводниковая и рефлекторная.

Через задний мозг проходят нисходящие пути (кортикоспинальный и экстрапирамидный), восходящие – ретикуло– и вестибулоспинальный, отвечающие за перераспределение мышечного тонуса и поддержание позы тела.

Рефлекторная функция обеспечивает:

1) защитные рефлексы (слезотечение, мигание, кашель, рвоту, чиханье);
2) рефлексы голосообразования, ядра X, XII, VII черепно-мозговых нервов, дыхательный центр регулируют поток воздуха;
3) рефлексы поддержания позы (лабиринтные рефлексы). Статические рефлексы поддерживают тонус мышц для сохранения позы тела, статокинетические перераспределяют тонус мышц для принятия позы, соответствующей моменту прямолинейного или вращательного движения;
4) центры, расположенные в заднем мозге, регулируют деятельность многих систем.

Сосудистый центр осуществляет регуляцию сосудистого тонуса, дыхательный – регуляцию вдоха и выдоха, комплексный пищевой центр – регуляцию секреции желудочных, кишечных желез, поджелудочной железы, секреторных клеток печени, слюнных желез, обеспечивает рефлексы сосания, жевания, глотания.

Повреждение заднего мозга приводит к утрате чувствительности, волевой моторики, терморегуляции, но дыхание, величина артериального давления, рефлекторная активность при этом сохраняются.

Средний мозг. Структурные единицы среднего мозга:

1) бугры четверохолмия;
2) красное ядро;
3) черное ядро;
4) ядра III–IV пары черепно-мозговых нервов.

Бугры четверохолмия выполняют афферентную функцию, остальные образования – эфферентную.

Бугры четверохолмия тесным образом взаимодействуют с ядрами III–IV пар черепно-мозговых нервов, красным ядром, со зрительным трактом. За счет этого взаимодействия происходит обеспечение передними буграми ориентировочной рефлекторной реакции на

свет, а задними – на звук. Обеспечивают жизненно важные рефлексы: старт-рефлекс – двигательная реакция на резкий необычный раздражитель (повышение тонуса сгибателей), ориентир-рефлекс – двигательная реакция на новый раздражитель (поворот тела, головы).

Передние бугры с ядрами III–IV черепно-мозговых нервов обеспечивают реакцию конвергенции (схождение глазных яблок к срединной линии), движение глазных яблок.

Красное ядро принимает участие в регуляции перераспределения мышечного тонуса, в восстановлении позы тела (повышает тонус сгибателей, понижают тонус разгибателей), поддержании равновесия, подготавливает скелетные мышцы к произвольным и непроизвольным движениям.

Черное вещество мозга координирует акт глотания и жевания, дыхания, уровень кровяного давления (патология черного вещества мозга ведет к повышению кровяного давления).

Физиология промежуточного мозга. В состав промежуточного мозга входят таламус и гипоталамус, они связывают ствол мозга с корой большого мозга.

Таламус – парное образование, наиболее крупное скопление серого вещества в промежуточном мозге.

Топографически выделяют передние, средние, задние, медиальные и латеральные группы ядер.

По функции выделяют:

1) специфические:

а) переключающие, релейные. Получают первичную информацию от различных рецепторов;

б) ассоциативные (внутренние) ядра. Первичный импульс идет от релейных ядер, перерабатывается (осуществляется интегративная функция), передается в ассоциативные зоны коры головного мозга;

2) неспецифические ядра. Это неспецифический путь передачи импульсов в кору головного мозга, изменяется частота биопотенциала (моделирующая функция);

3) моторные ядра, участвующие в регуляции двигательной активности.

Таламус – коллектор всей афферентной информации, кроме обонятельных рецепторов, важнейший интегративный центр.

Гипоталамус находится на дне и по бокам III желудочка мозга. Физиологическая роль – высший подкорковый интегративный центр вегетативной нервной системы, который оказывает действие на: 1) терморегуляцию. Передние ядра – это центр теплоотдачи, где происходит регуляция процесса потоотделения, частоты дыхания и тонуса сосудов в ответ на повышение температуры окружающей среды. Задние ядра – центр теплопродукции и обеспечения сохранности тепла при понижении температуры; 2) гипофиз. Либерины способствуют секреции гормонов передней доли гипофиза, статины тормозят ее; 3) жировой обмен. Раздражение латеральных (центра питания) ядер и вентромедиальных (центра насыщения) ядер ведет к ожирению, торможение – к кахексии; 4) углеводный обмен. Раздражение передних ядер ведет к гипогликемии, задних – к гипергликемии; 5) сердечно-сосудистую систему. Раздражение передних ядер оказывает тормозное влияние, задних – активирующее; 6) моторную и секреторную функции ЖКТ. Раздражение передних ядер повышает моторику и секреторную функцию ЖКТ, задних – тормозит половую функцию. Разрушение ядер ведет к нарушению овуляции, сперматогенеза, снижению половой функции; 7) поведенческие реакции. Раздражение стартовой эмоциональной зоны (передних ядер) вызывает чувство радости, удовлетворения, эротические чувства, стопорной зоны (задних ядер) вызывает страх, чувство гнева, ярости.

Физиология ретикулярной формации и лимбической системы Ретикулярная формация ствола мозга – скопление полиморфных нейронов по ходу ствола мозга.

Физиологическая особенность нейронов ретикулярной формации: 1) самопроизвольная биоэлектрическая активность. Ее причины – гуморальное раздражение (повышение

уровня углекислого газа, биологически активных веществ); 2) достаточно высокая возбудимость нейронов; 3) высокая чувствительность к биологически активным веществам.

Ретикулярная формация имеет широкие двусторонние связи со всеми отделами нервной системы, по функциональному значению и морфологии делится на два отдела:

1) растральный (восходящий) отдел – ретикулярная формация промежуточного мозга;
2) каудальный (нисходящий) – ретикулярная формация заднего, среднего мозга, моста.

Физиологическая роль ретикулярной формации – активация и торможение структур мозга.

Лимбическая система – совокупность ядер и нервных трактов.

Структурные единицы лимбической системы: 1) обонятельная луковица; 2) обонятельный бугорок; 3) прозрачная перегородка; 4) гиппокамп; 5) парагиппокамповая извилина; 6) миндалевидные ядра; 7) грушевидная извилина; 8) зубчатая фасция; 9) поясная извилина.

Основные функции лимбической системы: 1) участие в формировании пищевого, полового, оборонительного инстинктов; 2) регуляция вегетативно-висцеральных функций; 3) формирование социального поведения; 4) участие в формировании механизмов долговременной и кратковременной памяти; 5) выполнение обонятельной функции; 6) торможение условных рефлексов, усиление безусловных; 7) участие в формировании цикла «бодрствование – сон».

Значимыми образованиями лимбической системы являются:

1) гиппокамп. Его повреждение ведет к нарушению процесса запоминания, обработки информации, снижению эмоциональной активности, инициативности, замедлению скорости нервных процессов, раздражение – к повышению агрессии, оборонительных реакций, двигательной функции.
2) миндалевидные ядра. Их повреждение ведет к исчезновению страха, неспособности к агрессии, гиперсексуальности, реакций ухода за потомством, раздражение – к парасимпатическому эффекту на дыхательную и сердечно-сосудистую, пищеварительную системы. 3) обонятельная луковица, обонятельный бугорок.

Вопросы для самоконтроля

7) Основные принципы деятельности ЦНС.
8) Нейрон как структурная единица ЦНС.
9) Функции заднего и среднего мозга.
10) Промежуточный мозг и его функции.
11) Ретикулярная формация и ее функции.
12) Лимбическая система мозга.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. **Практикум по физиологии животных**: Учебное пособие /Лысов, В.Ф., Ипполитова, Т.В., Максимов, В.И., Шевелев, Н.С. / Под ред. Максимова, В.И. – М.: КолосС, 2010. – 303 с.

2. **Сборник заданий к лабораторному практикуму по физиологии и этологии животных**: учебное пособие /Ипполитова, Т.В., Максимов, В.И., Ткаченко, Т.Е., Вальциферова, С.В., Фомина, В.Д., Ветрова, Л.Ю., Любимов, В.Е., Мусиенко, П.М., Хомутинникова, Ю.А., Николаева, Э.Б. – М.: ФГОУ ВПО МГАВМиБ, 2009. – 119 с.

3. **Физиология и этология животных**: Учебник / Лысов, В.Ф. [и др.] – М.: КолосС, 2004. – 568 с. (Учебники и учебные пособия для студентов высших учебных заведений по специальностям «Ветеринария» и «Зоотехния»).

4. **Физиология и этология сельскохозяйственных птиц**: Учебник / Гудин, В.А. [и др.] / Под ред. В.И. Максимова. – СПб.: Изд-во «Лань», 2010. – 336 с.

5. **Этология животных**: Учебник / Лысов, В.Ф. [и др.] / Под ред. В.И. Максимова. – М.: КолосС, 2010. – 296 с.

Дополнительная

1. **Базанова, И.У.** Физиология с/х животных / Базанова, У.И. [и др.]. – М.: Колос, 1991. - 378 с.

2. **Битюков, И.П.** Практикум по физиологии с/х животных / Битюков, И.П. [и др.] - М.: Агропромиздат, 1990. - 123 с.

3. **Георгиевский, В.И.** Физиология с/х животных:учебник / Георгиевский, В.И. - М.: Агропромиздат, 1990. - 510 с.

4. **Грачев, И.И., Галинцев В.П.** Физиология лактации с/х животных: учебник / Грачев, И.И., Галинцев, В.П. - М.: Колос, 1974. - 477 с.

5. **Костин, А.П.** Физиология с/х животных: учебник/ Костин, А.П. [и др.]. - М.: Колос, 1993. - 386 с.

6. **Новицкий, Б.Б.** Поведение с/х животных: учебник / Новицкий, Б.Б. – М.: Колос, 1981.

7. **Руководство по физиологии**: Физиология с/х животных. – М. Наука, 1978.

8. **Сысоев, А.А.** Физиология с/х животных (в рисунках и системах): атлас/ Сысоев, А.А. - М.: Колос, 1974. - 147 с.

9. **Шмидт–Нельсон, К.** Физиология животных: учебник / Т.1 и 2 / Шмидт–Нельсон, К. – М.: Мир, 1982. - 389 с.

Лекция 14

ФИЗИОЛОГИЯ ВЫСШЕЙ НЕРВНОЙ ДЕЯТЕЛЬНОСТИ

14.1. Определение понятия «высшая нервная деятельность»

Высшей нервной деятельностью называют совместную рефлекторную деятельность коры больших полушарий и ближайшей подкорки, которая обеспечивает сложные отношения организма как единого целого к внешнему миру. Таким образом, ВНД проявляется в виде сложных рефлекторных реакций, которые осуществляются при обязательном участии коры головного мозга и ближайших к ней подкорковых образований.

Большие полушария мозга являются высшим отделом ЦНС, конечной её частью. С ними связана ВНД животных и человека.

Кора головного мозга состоит из серого и белого веществ. Причём в отличие от других отделов ЦНС серое вещество расположено в наружных слоях и белое – внутри.

Кора больших полушарий имеет по своей поверхности большое количество борозд различной глубины. Участки между бороздами образуют неправильной формы извилины. К.б.п. состоит из нервных клеток и густой сети нервных волокон. Такое строение коры обеспечивает возможность самых разнообразных и многочисленных связей между клетками коры. Клеточная структура коры очень сложна. Миллиарды клеток (14…15 млрд.), составляющих кору, чрезвычайно разнообразны по форме и расположены слоями. Количество слоёв клеток зависит от уровня развития коры. Наибольшее число их человека-6. У рептилий и птиц она однослойная, у млекопитающих - трёхслойная. Общая площадь коры у человека составляет 2,2 м². Строение этих слоёв неодинаково у разных животных, имеются также и индивидуальные отличия:

1. Молекулярный слой – очень беден нервными клетками, представляет собой сплетение из волокон;
2. Наружный зернистый - содержит большое количество густо расположенных мелких клеток (4-8 мкм), имеющих вид круглых, треугольных или многоугольных клеток (зёрен).
3. Пирамидальный I – содержит пирамидальные клетки разной величины; величина клеток возрастает по направлению снаружи внутрь.
4. Внутренний зернистый – подобен 2, состоит из мелких клеток.
5. Пирамидальный II – состоит из больших пирам. Клеток.
6. Веретенообразный – содержит веретенообразные клетки.

Все клеточные элементы коры являются воспринимающими. Они связаны через центры подкорковых узлов центростремительными волокнами с рецепторами тела.

Отростки нервных клеток формируют, в свою очередь, нервные связи, которые определяют функциональные отношения между различными отделами нервной системы. В настоящее время различают 4 типа корковых связей:

а) коллатеральные пути. Созданы за счёт ветвления нервных отростков параллельно поверхности коры, они способствуют как бы расслоению коры, обеспечивая структурную и функциональную дифференцировку клеток разных слоёв; б) ассоциативные пути, связывающие клетки различных областей коры в пределах одного полушария; в) коммисуральные пути. Связывают клетки различных полушарий, обеспечивая их согласованную деятельность; г) проекционные пути. Выходят за пределы коры, обеспечивая связь коры с нижележащими отделами ЦНС.

По гистологической топографии кора б.п. высших животных и человека может быть подразделена на 9 основных областей: затылочную, височную, верхнюю и нижнюю теменные, островковую, краевую, постцентральную, прецентральную и лобную.

В.Н.Д. согласно концепции Павлова состоит из: 1) сложнейших безусловных ценных рефлекторных реакций – инстинктов - общих для всех индивидуумов данного вида,

которые обусловлены деятельностью подкорковых ядер, зрительных бугров и подбугровой области.2) индивидуальных реакций, образующихся в организме после рождения (условных рефлексов). Индивидуальные рефлексы обусловлены деятельностью клеток к.б.п. головного мозга.

При изучении ВНД учёные (Павлов, Сеченов) исходили из следующих трёх принципов:

1. *Принцип детерминизма (причинности).*

Всё поведение животных и человека, их психическая деятельность, как и все явления природы – детерминированы, т.е. имеют свои причины, и что такими причинами являются явления, происходящие во внешней и внутренней среде.

2. *Принцип анализа и синтеза.*

Животные с помощью коры могут анализировать окружающие явления и синтезировать ответную реакцию на них.

3. *Принцип структурности.*

Функции коры неразрывно связаны с её структурой, что все процессы в коре происходят пространственно, на определенной материальной основе.

Согласно учению И.П. Павлова, деятельность нервной системы основана на двух взаимосвязанных и постоянно взаимодействующих друг с другом физиологических процессах: возбуждении и торможении.

Оба процесса (возбуждение и торможение) подчинены в своей динамике трём основным законам: а) иррадиации; б) концентрации; в) взаимной индукции.

Условные рефлексы, биологическое значение, механизм образования, методика выработки.

И.П. Павлов, разрабатывая учение о ВНД, под ВНД понимал условно рефлекторную деятельность ведущих отделов нервной системы, которая обеспечивает нормальные отношения целого организма к внешнему миру.

Основные отличия условного рефлекса от безусловного.

Безусловный рефлекс связан с раздражением определённых рецептивных полей *специфическими раздражителями* (например, пища раздражает рецепторы ротовой полости). Это рефлекс *врождённый*.

Условный рефлекс образуется в том случае, если раздражение каких-либо рецепторов обладает по времени с безусловным рефлексом и если кора Б.П. в это время находится в бодром, деятельном состоянии. Это рефлекс *приобретённый.* Условный рефлекс образуется при раздражении любых рецепторов (отделение слюны можно вызвать, раздражая слуховой, зрительный анализаторы).

Безусловные рефлексы, свойственные данному виду животных, есть у всех особей этого вида и проявляются либо сразу после рождения, либо по мере развития организма (половые рефлексы).

Это рефлексы, видовые, выработавшиеся в течение жизни вида и ставшие *наследственными.*

Условные рефлексы вырабатываются в течение индивидуальной жизни животного, они могут быть разными у разных особей одного вида в зависимости от условий их существования. Это рефлексы индивидуальные, приобретённые.

Безусловные рефлексы относительно *постоянны* и сохраняются у него всю жизнь. Условные рефлексы *непостоянны*, они появляются при определённых условиях и исчезают при изменении этих условий.

Нервные дуги, необходимые для осуществления безусловного рефлекса, имеют определённую анатомическую основу, постоянны и замыкаются в низших отделах ЦНС (подкорка). Нервные дуги условных рефлексов временные и замыкаются в КБП.

Биологическое значение условных рефлексов сводится к созданию у животного возможности более совершенного приспособления к условиям внешней среды. При помощи условных рефлексов животное приобретает опыт, который помогает ему в

добывании пищи, в защите от вредных влияний. На условных рефлексах основано разыскивание пищи по виду и запаху, удаление от опасности и т.д.

При помощи условных рефлексов происходит передача информации от одного поколения к другому. Жизненный опыт, всю совокупность приобретённых условно рефлекторных связей старшее поколение передаёт молодому. Передача происходит с помощью подражательных рефлексов, имеющих условно рефлекторную природу.

Механизм образования условных рефлексов. Механизм образования условных рефлексов заключается в том, что при образовании их в коре одновременно их в коре одновременно возникает два очага возбуждения: один, связанный с безусловным рефлексом, более сильный, другой- связанный с индифферентным раздражителем (безразличный) - слабее.

При повторении таких раздражений (совпадающих) между двумя возбуждёнными центрами образуется временная связь в результате проторения путей между ними. Поэтому в дальнейшем достаточно бывает возбуждения центра, связанного с индифферентным раздражителем, которое перейдёт на центр безусловного рефлекса и вызовет ответную реакцию.

Условные рефлексы, которые вырабатываются на раздражители сопутствующие свойствам раздражителя, связанного с безусловным рефлексом (запах пищи) – называются **натуральными**.

Если же раздражитель не имеет отношения к безусловному раздражителю в естественных условиях рефлексы именуются ***искусственными*** или рефлексами «на расстоянии» (звонок, свет).

Рефлекс, выработанный на базе условного рефлекса, называют условным рефлексом второго порядка. Можно выработать условные рефлексы третьего порядка.

В природе чаще встречаются рефлексы не первого порядка (самые простые, когда условным агентом на организм действует безусловный раздражитель), а условные рефлексы высшего порядка (защитная реакция – убегание животных от хищника при виде бегущих других животных, когда ещё нет ни запаха хищника, ни слышно его рычания и тем более не видно его самого).

По характеру временных отношений между условными и безусловными рефлексами условные рефлексы разделяются на: а) наличные; б) следовые.

Наличные – безусловный раздражитель начинает действовать на фоне ещё не окончившегося действия условного сигнала; ***следовые*** – спустя некоторое время после прекращения действия условного сигнала.

Следовые условные рефлексы более сложны и играют огромную роль в ВНД человека.

Методика выработки условных рефлексов. Для выработки условных рефлексов применяются различные методики: секреторная слюноотделительная, двигательно-оборонительная, двигательно - пищевая.

Основные условия для выработки условных рефлексов следующие:

1. Между действием условного и безусловного раздражителей должно быть определённое соотношение по времени. Индифферентный раздражитель должен несколько предшествовать безусловному. Если оба раздражителя совпадают по времени, условный рефлекс предшествует индифферентному раздражителю, последний не становится условным раздражителем. Увеличение времени между условным и безусловным раздражителем затрудняет выработку условного рефлекса и делает его менее прочным.

2. При образовании условных рефлексов должны соблюдаться определённые требования к характеру условного и безусловного раздражителей: *условный* раздражитель должен быть умеренной оптимальной силы (слабые и сильные условные раздражители затрудняют или делают невозможной выработку рефлекса); *безусловный* раздражитель должен быть биологически сильным (пищевой, оборонительный), чтобы он мог в ЦНС

вызвать надпороговое возбуждение. Поэтому, при выработке условных рефлексов безусловный рефлекс лучше усилить (пищевой – голоданием).

3. Животные должны находиться в деятельном бодрственном состоянии, здоровыми (это определяет и состояние коры). В состоянии сна условный рефлекс выработать не удается.
4. Необходимо свести на нет все посторонние раздражители.

Внешнее и внутреннее торможение. Условные рефлексы, как уже отмечалось, очень изменчивы, они появляются при определённых условиях и легко исчезают при изменении этих условий. Отсюда и название этих рефлексов – условные.

Другими словами, **выработка** условных рефлексов осуществляется в результате возбуждения, **угасание** условных рефлексов – в результате торможения или стойкого, неколеблющегося возбуждения).

Нормальное же течение процессов в коре, которые обеспечивают её деятельность, осуществляется в результате взаимодействия возбуждения и торможения.

В коре головного мозга различают два основных вида торможения: а) безусловное – может возникнуть в любом отделе ЦНС; б) условное внутреннее – возникает только в коре.

Безусловное торможение условных рефлексов подразделяется в свою очередь на ***внешнее*** и ***запредельное.*** Оно проявляется быстро, без предварительной выработки и удерживается сравнительно недолго.

Внешнее торможение возникает когда в коре головного мозга возбуждается другой центр. Этот вид торможения появляется сразу при первом действии необычайного раздражителя и исчезает, как только исчезает этот раздражитель.

Запредельное торможение (охранительное) – оно наступает тогда, когда в результате длительного действия раздражителя или его чрезмерной силе исчерпан предел работоспособности нервных клеток коры. Это охраняет нервные клетки от истощения. ***Внутреннее*** (условное) торможение – это особый вид торможения, специфический для нервных клеток коры. Возникает внутри центра условного рефлекса, а не из другого центра. Условное торможение вырабатывается постепенно и сохраняется относительно долго. Оно формируется обычно при систематическом не подкреплении условного раздражителя безусловным. Неподкрепляемый раздражитель вызывает процесс торможения в тех же самых клетках коры, в которых он раньше вызывал процесс возбуждения.

Различают 4 вида условного торможения в зависимости от того, каким образом осуществляется применение условного раздражителя без подкрепления его безусловным: а) угасательное торможение (угасание); б) запаздывающее торможение (запаздывание); в) дифференцировочное торможение (дифференцировка); г)условный тормоз.

Угасательное торможение лежит в основе угасания рефлексов. Оно развивается в тех случаях, когда условный раздражитель несколько раз не подкрепляется безусловным.

Запаздывание – вид торможения, возникающее в случаях, когда между началом действия условного раздражителя и безусловного имеется продолжительное время (2..3 мин. Вместо нескольких секунд).

Дифференцировка – способность различать сходные раздражители. Если использовать неподкрепляемый раздражитель, близкий по совей природе к условному раздражителю, то он вызовет условный рефлекс почти такой же величины, как и условный раздражитель.

Условный тормоз - в принципе сходен с дифференцировкой. Сущность его заключается в том, что если к раздражителю, при помощи которого выработан положительный условный рефлекс, прибавить ещё какой-нибудь агент и эту комбинация подкрепить, то она становится постепенно недеятельной.

Динамический стереотип – наличие в коре целой мозаики очагов возбуждения и торможения, которые включаются в определённой последовательности при многократном влиянии стереотипного комплекса раздражителей. Если у животного выработать

несколько условных рефлексов и всегда повторять их в строго определённом порядке, то эти рефлексы свяжутся в стройную взаимозависимую систему.

Вопросы для самоконтроля

1) Основные понятия и принципы ВНД.
2) Условные рефлексы их характеристика, значение.
3) Механизм образования условных рефлексов.
4) Внешнее торможение и его характеристика.
5) Внутреннее торможение и его характеристика

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. **Практикум по физиологии животных**: Учебное пособие /Лысов, В.Ф., Ипполитова, Т.В., Максимов, В.И., Шевелев, Н.С. / Под ред. Максимова, В.И. – М.: КолосС, 2010. – 303 с.

2. **Сборник заданий к лабораторному практикуму по физиологии и этологии животных**: учебное пособие /Ипполитова, Т.В., Максимов, В.И., Ткаченко, Т.Е., Вальциферова, С.В., Фомина, В.Д., Ветрова, Л.Ю., Любимов, В.Е., Мусиенко, П.М., Хомутинникова, Ю.А., Николаева, Э.Б. – М.: ФГОУ ВПО МГАВМиБ, 2009. – 119 с.

3. **Физиология и этология животных**: Учебник / Лысов, В.Ф. [и др.] – М.: КолосС, 2004. – 568 с. (Учебники и учебные пособия для студентов высших учебных заведений по специальностям «Ветеринария» и «Зоотехния»).

4. **Физиология и этология сельскохозяйственных птиц**: Учебник / Гудин, В.А. [и др.] / Под ред. В.И. Максимова. – СПб.: Изд-во «Лань», 2010. – 336 с.

5. **Этология животных**: Учебник / Лысов, В.Ф. [и др.] / Под ред. В.И. Максимова. – М.: КолосС, 2010. – 296 с.

Дополнительная

1. **Базанова, И.У.** Физиология с/х животных / Базанова, У.И. [и др.]. – М.: Колос, 1991. - 378 с.

2. **Битюков, И.П.** Практикум по физиологии с/х животных / Битюков, И.П. [и др.] - М.: Агропромиздат, 1990. - 123 с.

3. **Георгиевский, В.И.** Физиология с/х животных:учебник / Георгиевский, В.И. - М.: Агропромиздат, 1990. - 510 с.

4. **Грачев, И.И., Галинцев В.П.** Физиология лактации с/х животных: учебник / Грачев, И.И., Галинцев, В.П. - М.: Колос, 1974. - 477 с.

5. **Костин, А.П.** Физиология с/х животных: учебник/ Костин, А.П. [и др.]. - М.: Колос, 1993. - 386 с.

6. **Новицкий, Б.Б.** Поведение с/х животных: учебник / Новицкий, Б.Б. – М.: Колос, 1981.

7. **Руководство по физиологии**: Физиология с/х животных. – М. Наука, 1978.

8. **Сысоев, А.А.** Физиология с/х животных (в рисунках и системах): атлас/ Сысоев, А.А. - М.: Колос, 1974. - 147 с.

9. **Шмидт–Нельсон, К.** Физиология животных: учебник / Т.1 и 2 / Шмидт–Нельсон, К. – М.: Мир, 1982. - 389 с.

Лекция 15

ЭТОЛОГИЯ: ОПРЕДЕЛЕНИЕ, МЕТОДЫ ИССЛЕДОВАНИЯ

15.1. Этология как наука: определение, методы исследования

Этология (от греч. etos – характер, нрав; logos - учение) – наука о поведении животных. Термин этология введен в науку французским зоологом И. Жоффруа Сент-Илером в 1859 г.

Поведение можно определить как целенаправленную деятельность организма во взаимодействии с окружающей средой, направленную на удовлетворение биологических (а у человека и социальных) потребностей, которая проявляется в разной степени активности его функциональных систем. Поведение животных связано с высшей нервной деятельностью, основанной на использовании как врожденных, так и приобретенных в процессе жизни особи (условных) рефлекторных реакций организма.

Поведение животных, являясь сложным многоуровневым биологическим процессом, трудно поддается качественному и количественному анализу. Поэтому все методы используемые этологией, можно подразделить на две группы. Первая группа методов изучает физиологические отправления организма, лежащие в основе механизмов деятельности функциональных систем, организующих поведение: активность желез внутренней секреции, реактивность нервной системы, силу и амплитуду мышечных сокращений и др. Вторая группа методов учитываются не сами изменения, а их последствия, то есть описывает и анализирует целостные поведенческие акты.

Этология широко использует методы обеих групп, которые в сочетании дают наиболее объективное представление о поведении животного и его механизмах. К ним относятся метод визуального наблюдения, хронометража, фото – и киносъемок, телеметрии, вживления электродов в различные участки головного мозга, генетического анализа поведения, созданиекибернетических моделей поведения животных.

15.2. Генетические и физиологические основы поведения

Различные формы поведения животных определяются безусловными (врожденными, индивидуальными, корковыми, нестойкими) рефлексами, которые приобретаются в процессе индивидуальной жизни в результате опыта, обучения, тренинга.

Поведение, обусловленное безусловными рефлексами, имеет генетическую основу, унаследовано от родителей и сформировано в процессе филогенеза (исторического развития). Большинство исследователей подтверждает, что поведение животных, предопределяющее их социальное положение в стаде (агрессивность, поведение в драке, лидерство), обусловлено наследственными факторами.

В проявлениях сложного врожденного поведения простые поведенческие реакции суммируются в комплекс форм рефлекторного поведения, проявляющегося в ответ на возникшую комбинацию нескольких раздражителей. Комплекс форм поведения такого типа, обусловленный генетически и характерный для данного вида животных, который проявляется в результате возбуждения определенных нервных центров, называется *инстинктом*.

Инстинкт (от лат.Instincts–побуждение) представляет собой целенаправленную приспособительскую деятельность, обусловленную врожденными механизмами и совершенствующуюся под влиянием основных биологических потребностей. В чистом виде инстинкты у высших животных проявляются только у новорожденных (импринтинг - запечатлевание), в дальнейшем они развиваются в сочетании и взаимодействии с процессами обучения, то есть с выработкой условных рефлекторных реакций.

Таким образом, инстинкты определяют поведение животных без предварительного обучения; они соответствуют их биологической организации и несут ответственность за адаптацию особи к условиям существования.

Мотивации и их виды.

Врожденные формы поведения так же, как и приобретенные в процессе жизни, состоят из мотивационных (побуждающих) и подкрепляющих звеньев.

Мотивации (французское motif – влечение, побуждение) – это стремление животных к удовлетворению ведущих потребностей организма, окрашенные эмоционально. Они формируются на основе избирательного возбуждения мозговых структур и приводят к поисковому целенаправленному поведению. Различают мотивации низшие, первичные, простые, или **биологические**, и высшие, сложные, вторичные, или **социальные.**

Простые биологические мотивации (голода, жажды, страха, агрессии, половые, родительские), которые еще называют основными влечениями организма, направлены на обеспечение ведущих биологических потребностей организма. К указанной группе мотиваций примыкают позывы к актам мочеиспускания и дефекации.

Биологические мотивации являются, как правило, врожденными и формируются полностью на базе наследственных механизмов. Причем созревание их в процессе индивидуальной жизни животного происходит избирательно в различные возрастные периоды. Например, мотивации голода и жажды формируются в онтогенезе раньше, чем половые и родительские. Возникают биологические мотивации главным образом под влиянием раздражителей, действующих во внутренней среде организма вследствие изменения различия показателей, характеризующих гомеостаз: уровня глюкозы, аминокислот, жирных кислот в крови, осмотического давления, гормонального статуса, pH и других показателей.

Социальные мотивации формируются в процессе индивидуальной жизни организма на основе возникновения временных связей в коре головного мозга между центрами условных и безусловных раздражителей при формировании условных рефлексов. Сюда, прежде всего, следует отнести мотивации, связанные иерархическим, стадным и другими формами поведения.

Память и ее виды

Все формы поведения животных базируются на способности, воспринимая внешние воздействия, закреплять, сохранять и при необходимости воспроизводить полученную информацию, то есть на памяти. *Память* – одна из важнейших функций центральной системы (имеется в виду нейрологическая память), на основе которой организм использует свой прошлый опыт для построения поведения в настоящем.

В настоящее время различают филогенетическую память, в которой воплощен исторический опыт поколений в процессе эволюции, и онтогенетическую память, воплощающую опыт индивидуума, приобретенный в процессе индивидуальной жизни. Филогенетическая или видовая память включает в себя генетическую память цепи поколений живых существ и эпигенетическую память поколений клеток тканей высших животных. Онтогенетическая или индивидуальная память, включает в себя нейрологическую и иммунологическую формы.

В зависимости от продолжительности удержания информации различают кратко- и долговременную память. Кратковременная память имеет малый объем и обеспечивает хранение информации в течение 30…60 сек времени, достаточном для опознания и понимания сигналов. Долговременная память способна хранить информацию на протяжении всей жизни индивидуума.

В индивидуальной памяти выделяют образную (зрительную, слуховую, вкусовую, обонятельную и другие), двигательную, эмоциональную виды памяти, а у человека ещё и словесно-логическую, или смысловую, форму памяти.

Таким образом, в основе поведения животных лежат генетические и физиологические механизмы, обеспечивающие как врожденные, так и приобретенные формы поведенческих актов.

15.3. Формы поведения животных

Поведение животных, как указывалось выше, - это многообразное взаимодействие их с окружающей средой. Всякий поведенческий акт имеет определенную цель и направлен на достижение этой цели.

На разных этапах эволюции индивидуумов отмечают врожденные адаптивные реакции (таксисы, рефлексы и инстинкты) и приобретенные (обучение и мышление) условные рефлексы.

Таксисы – простейшие двигательные реакции, осуществляющие взаимодействие с окружающей средой у низших растительных и животных организмов.

Рефлекс – в данном случае рассматривается как безусловно рефлекторная реакция, являющаяся одним из главных видов адаптации в животном мире.

Инстинкт – одна из форм врожденного видового поведения, служит целям сохранения и развития организма в условиях, характерных для жизни определенного вида животного.

Обучение – процесс, в результате которого жизненный опыт оставляет след в каждом индивидууме; оно позволяет животному развивать новые приспособительные реакции с учетом прошлого опыта. К разновидностям обучения относятся запечатлевание, подражание, «инсайт», метод проб и ошибок, а так же условные рефлексы.

Запечатлевание – импринтинг, представляет собой важную способность организма к раннему обучению и заключается в установлении связи в определенный период жизни (сразу после рождения) с объектом внешней среды. Важно помнить, что запечатлевание происходит лишь в первые дни или недели после рождения животного.

Условный рефлекс – это форма поведения, заключается в ответной реакции животного на определенный условный раздражитель.

Метод проб и ошибок – заключается в том, что решение задачи производится путем слепого поиска.

«Инсайт» - свойство высших животных находить правильное решение в ситуациях, где не помогают ни инстинкт, ни опыт, ни метод проб и ошибок, ни подражание. Его рассматривают как выражение способности к образному мышлению. Инсайт – как бы проблеск разума в поведении животных, ниточка, соединяющая инстинкт с разумом.

Мышление – высшая форма поведения, присущая человеку. Однако и у животных доказано наличие элементарной рассудочной деятельности. Например, после ряда неудачных попыток и наступившей за ними паузы животное меняет тактику поведения и решает задачу. Значит, в мозге животного произошла оценка ранее предпринятых попыток и внесен корректив в план дальнейших действий.

Физиологическую основу элементов мышления составляет первая сигнальная система. В отличие от мышления, сознание – высшая, свойственная только человеку, форма отражения действительности, оперирование знанием, которое с помощью второй сигнальной системы (слов, образов, символов) может быть передано другим людям. Психическая деятельность животных полностью обусловлена биологическими закономерностями и служит приспособление к внешней среде, тогда как сознание человека направлено на преобразование мира.

Таким образом, зная закономерности формирования поведения животных, человек может использовать их в своих интересах, создавая специальные приемы и способы управления поведением, способствующие повышению продуктивности.

Вопросы для самоконтроля

1) Предмет этология и ее история.
2) Инстинкты и их значение в жизни животных.
3) Мотивации и их виды.
4) Виды памяти.
5) Формы поведения животных.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. **Практикум по физиологии животных**: Учебное пособие /Лысов, В.Ф., Ипполитова, Т.В., Максимов, В.И., Шевелев, Н.С. / Под ред. Максимова, В.И. – М.: КолосС, 2010. – 303 с.

2. **Сборник заданий к лабораторному практикуму по физиологии и этологии животных**: учебное пособие /Ипполитова, Т.В., Максимов, В.И., Ткаченко, Т.Е., Вальциферова, С.В., Фомина, В.Д., Ветрова, Л.Ю., Любимов, В.Е., Мусиенко, П.М., Хомутинникова, Ю.А., Николаева, Э.Б. – М.: ФГОУ ВПО МГАВМиБ, 2009. – 119 с.

3. **Физиология и этология животных**: Учебник / Лысов, В.Ф. [и др.] – М.: КолосС, 2004. – 568 с. (Учебники и учебные пособия для студентов высших учебных заведений по специальностям «Ветеринария» и «Зоотехния»).

4. **Физиология и этология сельскохозяйственных птиц**: Учебник / Гудин, В.А. [и др.] / Под ред. В.И. Максимова. – СПб.: Изд-во «Лань», 2010. – 336 с.

5. **Этология животных**: Учебник / Лысов, В.Ф. [и др.] / Под ред. В.И. Максимова. – М.: КолосС, 2010. – 296 с.

Дополнительная

1. **Базанова, И.У.** Физиология с/х животных / Базанова, У.И. [и др.]. – М.: Колос, 1991. - 378 с.

2. **Битюков, И.П.** Практикум по физиологии с/х животных / Битюков, И.П. [и др.] - М.: Агропромиздат, 1990. - 123 с.

3. **Георгиевский, В.И.** Физиология с/х животных:учебник / Георгиевский, В.И. - М.: Агропромиздат, 1990. - 510 с.

4. **Грачев, И.И., Галинцев В.П.** Физиология лактации с/х животных: учебник / Грачев, И.И., Галинцев, В.П. - М.: Колос, 1974. - 477 с.

5. **Костин, А.П.** Физиология с/х животных: учебник/ Костин, А.П. [и др.]. - М.: Колос, 1993. - 386 с.

6. **Новицкий, Б.Б.** Поведение с/х животных: учебник / Новицкий, Б.Б. – М.: Колос, 1981.

7. **Руководство по физиологии**: Физиология с/х животных. – М. Наука, 1978.

8. **Сысоев, А.А.** Физиология с/х животных (в рисунках и системах): атлас/ Сысоев, А.А. - М.: Колос, 1974. - 147 с.

9. **Шмидт–Нельсон, К.** Физиология животных: учебник / Т.1 и 2 / Шмидт–Нельсон, К. – М.: Мир, 1982. - 389 с.

БИБЛИОГРАФИЧЕСКИЙ СПИСОК

1. **Базанова, И.У.** Физиология с/х животных / Базанова, У.И. [и др.]. – М.: Колос, 1991. - 378 с.
2. **Битюков, И.П.** Практикум по физиологии с/х животных / Битюков, И.П. [и др.] - М.: Агропромиздат, 1990. - 123 с.
3. **Георгиевский, В.И.** Физиология с/х животных:учебник / Георгиевский, В.И. - М.: Агропромиздат, 1990. - 510 с.
4. **Грачев, И.И., Галинцев В.П.** Физиология лактации с/х животных: учебник / Грачев, И.И., Галинцев, В.П. - М.: Колос, 1974. - 477 с.
5. **Иванов, А.А.** Этология с основами зоопсихологии: учебник / Иванов, А.А. - Лань, 2009.- 365 с.
6. **Костин, А.П.** Физиология с/х животных: учебник/ Костин, А.П. [и др.]. - М.: Колос, 1993. - 386 с.
7. **Новицкий, Б.Б.** Поведение с/х животных: учебник / Новицкий, Б.Б. – М.: Колос, 1981.
8. **Основы физиологии и этологии животных**: Учебное пособие / Лысов, В.Ф., Максимов, В.И. – М.: КолосС, 2004. – 256 с. (Учебники и учебные пособия для студентов высших учебных заведений по специальностям «Ветеринария» и «Зоотехния»).
9. **Практикум по физиологии животных**: Учебное пособие /Лысов, В.Ф., Ипполитова, Т.В., Максимов, В.И., Шевелев, Н.С. / Под ред. Максимова, В.И. – М.: КолосС, 2010. – 303 с.
10. **Руководство по физиологии**: Физиология с/х животных. – М. Наука, 1978.
11. **Сборник заданий к лабораторному практикуму по физиологии и этологии животных**: учебное пособие /Ипполитова, Т.В., Максимов, В.И., Ткаченко, Т.Е., Вальциферова, С.В., Фомина, В.Д., Ветрова, Л.Ю., Любимов, В.Е., Мусиенко, П.М., Хомутинникова, Ю.А., Николаева, Э.Б. – М.: ФГОУ ВПО МГАВМиБ, 2009. – 119 с.
12. **Сысоев, А.А.** Физиология с/х животных (в рисунках и системах): атлас/ Сысоев, А.А. - М.: Колос, 1974. - 147 с.
13. **Физиология и этология животных**: Учебник / Лысов, В.Ф. [и др.] – М.: КолосС, 2004. – 568 с. (Учебники и учебные пособия для студентов высших учебных заведений по специальностям «Ветеринария» и «Зоотехния»).
14. **Физиология и этология сельскохозяйственных птиц**: Учебник / Гудин, В.А. [и др.] / Под ред. В.И. Максимова. – СПб.: Изд-во «Лань», 2010. – 336 с.
15. **Шмидт–Нельсон, К.** Физиология животных: учебник / Т.1 и 2 / Шмидт–Нельсон, К. – М.: Мир, 1982. - 389 с.
16. **Этология животных**: Учебник / Лысов, В.Ф. [и др.] / Под ред. В.И. Максимова. – М.: КолосС, 2010. – 296 с.

СОДЕРЖАНИЕ

Введение ………………………………………………………………… 3
Лекция 1. Определение физиологии как системы наук……………………… 4
1.1. Физиология как научная дисциплина…………………………………… 4
1.2. Краткая история физиологии……………………………………………… 4
1.3. Важнейшие физиологические функции…………………………………… 6
Лекция 2. Физиология внутренней среды организма ……………………… 8
2.1.Физиология системы крови ………………………………………………… 8
2.2.Физиология лимфатической системы …………………………………… 10
2.3. Физиология иммунной системы ………………………………………… 11
Лекция 3. **Физиология системы кровообращения**……………………… 13
3.1. Структурно-функциональная организация сердца……………………… 13
3.2. Регуляция работы сердца ………………………………………………… 15
3.3. Структурно-функциональная организация сосудистого русла ………… 15
3.4. Особенности кровотока в различных отделах сосудистой системы…… 16
Лекция 4. Физиология дыхания ………………………………………… 16
4.1. Внешнее дыхание. Структурно-функциональная организация дыхательной системы ………………………………………………………… 19
4.2. Газообмен между альвеолами и кровью ………………………………… 21
4.3. Регуляция дыхания………………………………………………………… 22
Лекция 5. Физиология пищеварения …………………………………… 25
5.1. Основные функции пищеварения и механизм их регуляции …………… 25
5.2. Регуляция деятельности пищеварительной системы…………………… 27
5.3. Физиологические основы голода и насыщения………………………… 27
Лекция 6. Пищеварение в различных отделах пищеварительного тракта……… 30
6.1. Пищеварение в ротовой полости………………………………………… 30
6.2. Общие закономерности пищеварения в желудке………………………… 31
6.3. Пищеварение в кишечнике………………………………………………… 32
6.4. Пищеварение в толстом кишечнике……………………………………… 34
Лекция 7. Особенности пищеварения у жвачных животных и птицы………… 37
7.1. Особенности пищеварения в желудке у жвачных животных…………… 37
7.2. Пищеварение у сельскохозяйственной птицы ………………………… 38
Лекция 8. Обмен веществ и энергии …………………………………… 41
8.1. Значение метаболических процессов……………………………………… 41
8.2. Белковый обмен …………………………………………………………… 41
8.3. Обмен жиров……………………………………………………………… 42
8.4. Обмен углеводов…………………………………………………………… 43
8.5. Водно–минеральный обмен. Витамины…………………………………… 44
Лекция 9. Обмен энергией и терморегуляция …………………………… 47
9.1. Общие закономерности обмена энергии ………………………………… 47
9.2. Виды расхода энергии …………………………………………………… 47
9.3. Теплообмен и регуляция температуры тела …………………………… 48
Лекция 10. Физиология выделения ……………………………………… 52
10.1. Значение экскреции и функция почек ………………………………… 52
10.2. Механизм образования мочи …………………………………………… 53
10.3. Состав конечной мочи ………………………………………………… 54
Лекция 11. Физиология эндокринной системы ………………………… 56
11.1. Общие представления об эндокринных железах ……………………… 56
11.2. Частная физиология желез внутренней секреции……………………… 57
11.3. Тканевые гормоны и антигормоны……………………………………… 61
Лекция 12. Лактация……………………………………………………… 63
12.1. Понятие о лактации……………………………………………………… 63

12.2. Процесс молокообразования…………………………………………………… 64
12.3. Молоковыведения и молокоотдача…………………………………………….. 65
12.4. Регуляция молокообразования и молокоотдачи………………………………. 66
Лекция 13. Физиология центральной нервной системы....................................... 68
13.1. Основные принципы функционирования ЦНС………………………………… 68
13.2. Физиология различных разделов ЦНС………………………………………… 70
Лекция 14. Физиология высшей нервной деятельности…………………………… 74
14.1. Определение понятия «высшая нервная деятельность»………………………….. 74
Лекция 15. Этология: определение, методы исследования………………………… 79
15.1. Этология как наука: определение, методы исследования……………………… 79
15.2. Генетические и физиологические основы поведения…………………………….. 79
15.3. Формы поведения животных……………………………………………………….. 81
Библиографический список………………………………………………………… 83
Содержание………………………………………………………………………….... 84